L 260 C 1
2 ex.

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE
Série A

TOME LXIV
FASCICULE UNIQUE

Nicole COINEAU

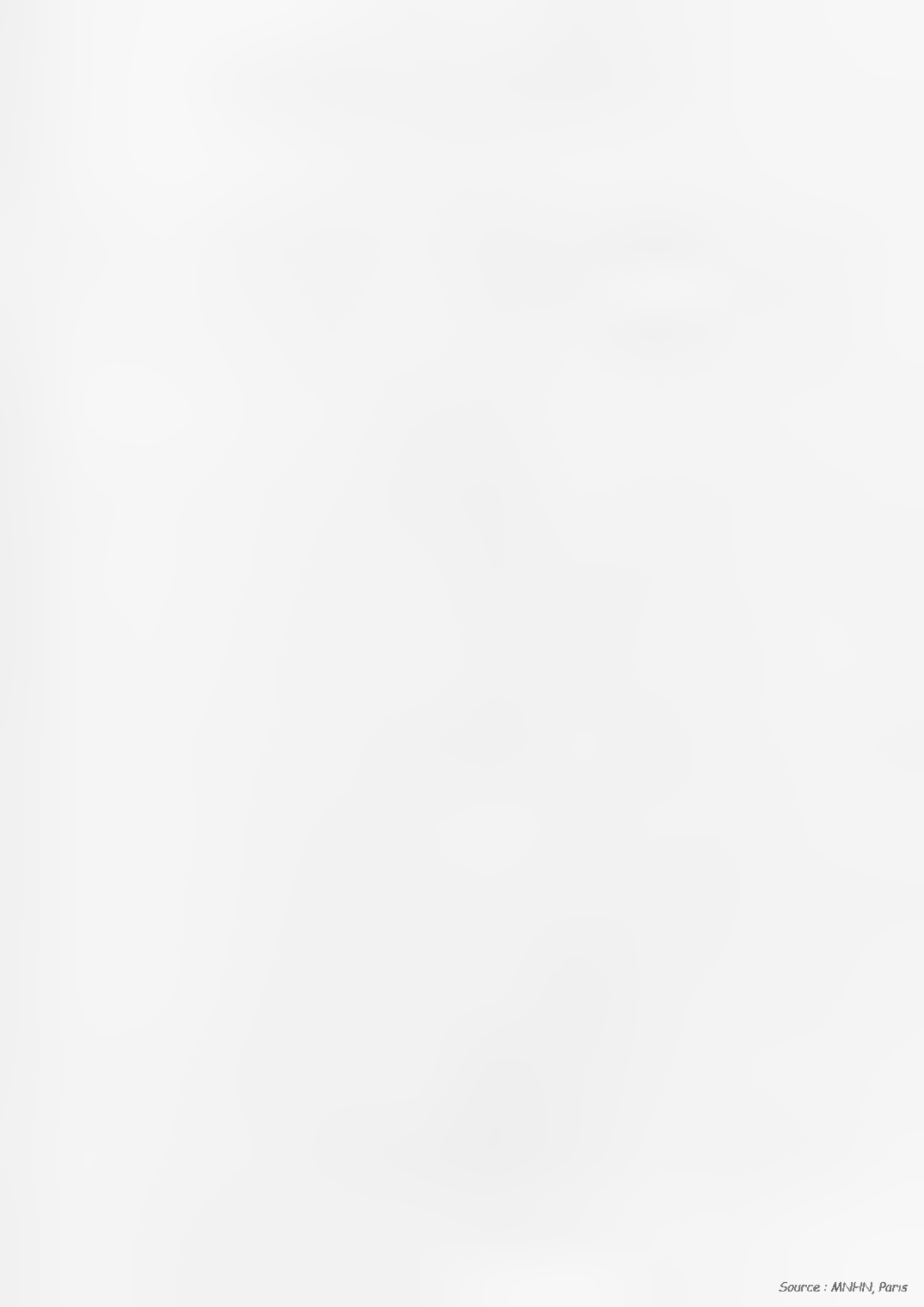
LES ISOPODES INTERSTITIELS
DOCUMENTS SUR LEUR ÉCOLOGIE ET LEUR BIOLOGIE

PARIS
ÉDITION DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

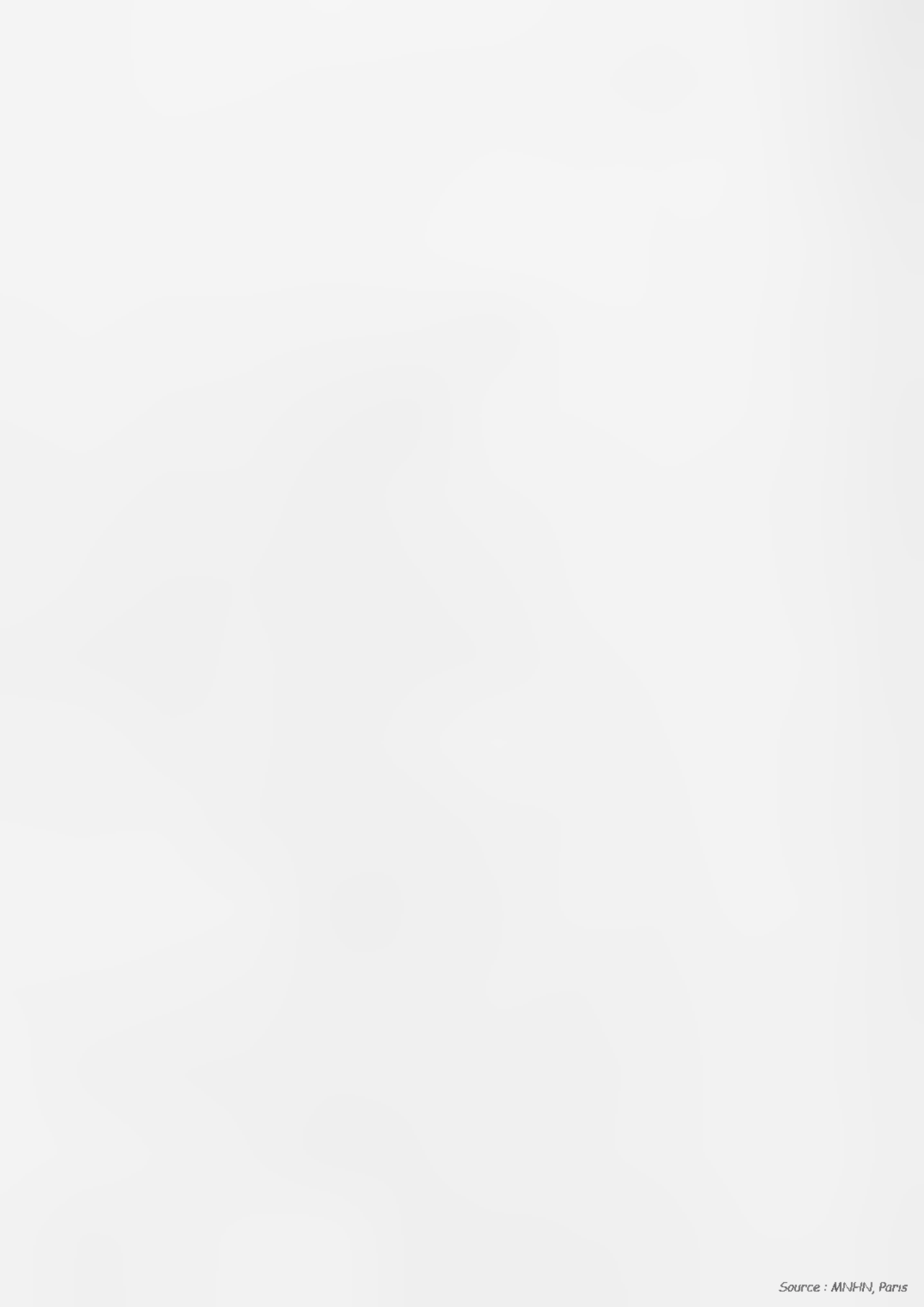
1971

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A

TOME LXIV

FASCICULE UNIQUE

PARIS
ÉDITION DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1971

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, tome LXIV, fasc. unique

LES ISOPODES INTERSTITIELS
DOCUMENTS SUR LEUR ÉCOLOGIE ET LEUR BIOLOGIE

par
Nicole COINEAU

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 9
INTRODUCTION 11
MATÉRIEL ET MÉTHODES 13

LE MILIEU — ÉCOLOGIE

CHAPITRE PREMIER. — NAPPES SOUTERRAINES LITTORALES 17
1. Topographie 17
2. Stabilité des plages 18
3. Granulométrie 19
4. Température 20
5. Salinité 21
6. Oxygène dissous 22
7. Autres facteurs écologiques 23
Conclusions 23
CHAPITRE II. — NAPPES PHRÉATIQUES CONTINENTALES 25
1. Granulométrie 25
2. Température 26

ESSAI DE MONOGRAPHIES BIOLOGIQUES

CHAPITRE III. — CARACTÈRES ADAPTATIFS DES ISOPODES AU MILIEU INTERSTITIEL 29
1. Taille 29
2. Allongement 29
3. Aplatissement 29
4. Transparence 30
5. Anophthalmie 30
6. Musculature, mouvements 30
7. Fragilité 30

Source : MNHN, Paris

8. Thigmotactisme 30
9. Eurythermie 31
10. Euryhalinité 31
11. Nourriture 31
12. Reproduction et développement 32
Conclusions 32

CHAPITRE IV. — LE GENRE *MICROCHARON* : ÉTUDE BIOLOGIQUE 33
A. — *MICROCHARON MARINUS*, FORME LITTORALE 33
1. Elevages 33
2. Reproduction 33
a) Rappel des caractères morphologiques du genre *Microcharon* Karaman 33
b) L'adulte 35
c) Dimorphisme; caractères sexuels primaires et secondaires 36
d) Organes reproducteurs 40
e) Accouplement ; ponte 41
f) Femelle incubatrice 43
g) Les œufs 44
3. Développement 44
a) Développement intramarsupial 46
b) Développement post-embryonnaire 50
4. *a*) Cycle annuel de la reproduction à Argelès-sur-Mer 67
b) Variations au cours d'un cycle annuel de la taille dans la population de *M. marinus* 73

B. — ÉTUDE DE QUELQUES ESPÈCES DULÇAQUICOLES 77
I. *Microcharon angelieri* 77
1. Reproduction 78
a) L'adulte 78
b) Dimorphisme. Caractères sexuels primaires et secondaires 78
c) Organes reproducteurs 79
d) Femelle incubatrice 79
2. Développement post-embryonnaire 80
3. Cycle annuel de reproduction 84
II. *Microcharon rouchi* 85
1. Reproduction 86
2. Développement post-embryonnaire 86
3. Cycle annuel de reproduction 86
III. *Microcharon boni* 91
1. Reproduction 91
2. Développement post-embryonnaire 91
IV. *Microcharon juberthiei* 97
1. Reproduction 97
2. Développement post-embryonnaire 99
Conclusions 100

C. — ÉTUDE DE QUELQUES FORMES MARINES 101
I. *Microcharon heimi* 101
1. Reproduction 101
2. Développement post-embryonnaire 102
II. *Paracharon renaudae* 107
1. Reproduction 107

Source : MNHN, Paris

2. Développement post-embryonnaire 110
Conclusions 113
D. — CONCLUSIONS RELATIVES AU GENRE *MICROCHARON* 113

CHAPITRE V. — *ANGELIERA PHREATICOLA*, ÉTUDE BIOLOGIQUE 117
1. Reproduction 117
2. Développement intramarsupial 121
3. Développement post-embryonnaire 124
4. Cycle de reproduction 130
Conclusions 130

CHAPITRE VI. — COMPARAISON AVEC LES *JANIRIDAE* DES MILIEUX OUVERTS ET LES FORMES SOUTERRAINES EN GÉNÉRAL 133
I. REPRODUCTION 133
1. Caractères sexuels primaires et secondaires 133
2. Œufs, nombre, taille 135
II. DÉVELOPPEMENT 136
1. Développement intramarsupial 136
2. Développement post-embryonnaire 136
3. Rythme de ponte, cycle de reproduction 138
III. CONCLUSIONS 138

ÉLÉMENTS DE BIOGÉOGRAPHIE

CHAPITRE VII. — RÉPARTITION DU GENRE *MICROCHARON* 143
CHAPITRE VIII. — RÉPARTITION DU GENRE *ANGELIERA* 151
CONCLUSIONS GÉNÉRALES 155
RÉSUMÉ 159
BIBLIOGRAPHIE 161

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Les recherches exposées ici ont été réalisées au Laboratoire Arago et complétées par des observations en Corse et en Sardaigne, grâce à deux missions accordées par le Centre National de la Recherche Scientifique.

M. le Professeur Delamare Deboutteville a dirigé notre travail. La haute qualité de son enseignement, la richesse de ses connaissances, son enthousiasme scientifique, son expérience de la microfaune des sables communiquée sans réserves, son dynamisme et sa compréhension ont été pour nous un soutien intellectuel et moral infiniment précieux. Nous lui devons beaucoup et lui témoignons ici l'expression de notre affection et de notre profonde gratitude.

Toute notre gratitude va également à M. le Professeur Drach, Directeur du Laboratoire Arago ; il nous a toujours encouragée dans nos recherches et nous a assuré toutes les facilités matérielles. Il nous fait l'honneur de présider notre jury et nous l'en remercions sincèrement.

Nous voudrions exprimer aussi notre très grande reconnaissance à M. le Professeur Bocquet, Directeur du Laboratoire d'Évolution des êtres organisés, pour sa bienveillante sollicitude et sa participation au jury de notre thèse.

M. le Professeur Vandel, Membre de l'Institut, nous a accordé son parrainage au Centre National de la Recherche Scientifique. Il a toujours suivi le développement de notre travail avec la plus constante attention. Nous sommes très sensible à l'honneur qu'il nous a fait en acceptant de s'associer à notre jury. Nous sommes heureuse de lui adresser nos remerciements très respectueux.

M. le Professeur Petit, Directeur Honoraire du Laboratoire Arago, a bien voulu nous accueillir en son Laboratoire ; il nous a prodigué bienveillance et encouragements. Nous l'assurons de notre attachement et de notre profonde reconnaissance.

Notre gratitude s'adresse également à tous ceux de nos amis qui ont enrichi notre matériel de recherche en nous confiant l'étude de nombreux spécimens, et particulièrement à M. Salvat, M. et Mme Jubenthie, M. Rouch et M. Bou.

Nos collègues et nos amis, nombreux au Laboratoire, nous ont apporté aide et encouragements, dans une ambiance amicale. Nous les remercions bien vivement. Nous avons conscience que ce travail est le reflet d'une étroite collaboration entre tous.

Nous devons aussi des remerciements à M. Duran pour son efficacité sur le terrain ; M. Fons a souvent participé aux prélèvements ; son aide cordiale a été déterminante et notre reconnaissance lui est acquise.

M. Danoy, Mlle Nègre et Mlle Rouget, à l'habileté desquels est due la reproduction des planches, ont droit à notre reconnaissance. Nous remercions également M. Lecomte, qui nous a apporté avec talent un précieux concours dans la réalisation des photographies.

Nous tenons à remercier particulièrement Mme Olmo et Mme Petit, qui se sont chargées de la dactylographie de ce travail, ainsi que le Personnel de la Bibliothèque, Mme Dumazert, Mme Clara, Mme Jorda et Mlle Balança, qui a pris une part active dans l'exécution matérielle de ce mémoire.

Enfin, c'est également pour nous un agréable devoir d'exprimer tous nos remerciements au Personnel du Laboratoire Arago.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les Isopodes interstitiels découverts par KARAMAN en 1933, dans les puits des environs de Skoplje, en Yougoslavie, constituent un groupe important dans le peuplement des biotopes mésopsammiques littoraux, marins et dulçaquicoles. Isopodes de très petite taille, ils cheminent le long du dense réseau de fins couloirs, délimités par les interstices situés entre les grains de sable.

Les premières formes décrites par KARAMAN, *Microparasellus puteanus*, *Microparasellus stygius*, puis *Microcharon latus*, étaient dulçaquicoles. KARAMAN érigea pour elles la petite famille des *Microparasellidae* proche des *Janiridae*. Peu après, il créa le genre *Microcerberus (Anthuridae)*. En 1951, LÉVI retrouva le genre *Microcharon* en mer, pour la première fois, non loin de Roscoff. Bientôt ANGELIER découvre au Racou (Pyrénées-Orientales) deux formes du littoral méditerranéen, *Microcharon marinus* et *Angeliera phreaticola*, décrites par CHAPPUIS et DELAMARE DEBOUTTEVILLE. Peu après, SPOONER récolte une seconde espèce de *Microcharon* marine au large de Plymouth. Au fur et à mesure que les recherches concernant le benthos interstitiel s'amplifient dans la plupart des régions du globe, on assiste à une multitude de découvertes, et l'aire de répartition des Isopodes interstitiels continue à s'étendre progressivement.

Si de substantielles acquisitions ont été faites dans le domaine taxonomique depuis à peine trente ans, nos connaissances restent encore précaires en ce qui concerne la position systématique de ce groupe. WOLFF (1962) doute de l'autonomie de la famille des *Microparasellidae*, et récemment, CVETKOV (1968) soutient ce point de vue en établissant des comparaisons poussées de l'architecture du pléopode I mâle de nombreuses espèces du genre *Microcharon* et de quelques espèces de *Jaera*.

Nous ne pouvons que constater l'indigence de la systématique des Isopodes interstitiels. L'inventaire des genres et des espèces étant bien avancé, il est certain qu'il conviendra, à l'avenir, d'essayer de dégager les tendances évolutives à l'aide de comparaisons poussées entre genres et espèces des milieux interstitiels et des milieux ouverts (des études comparatives de structures, de biométrie, permettront d'établir des homologies, et par suite une hiérarchie taxonomique mieux fondée, et plus proche de la réalité). Car le but du zoologiste n'est pas de diviser le règne animal en catégories artificielles ; il doit tenter d'exprimer les phénomènes naturels, d'aller vers la vérité. Il faut donc ensuite enrichir les études taxonomiques par une orientation vers l'écologie, l'éthologie et la biologie.

Quelques travaux se consacrent à l'écologie, et à la biologie de la faune interstitielle dans son ensemble : REMANE, 1940, 1951 ; DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960 ; RENAUD DEBYSER, 1963 ; SWEDMARK, 1964 ; MONNIOT, 1965 ; HUSMANN, 1966. Ainsi savons-nous que la reproduction et le développement de la faune interstitielle présentent des caractères remarquables (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960) qui ne sont pas sans analogie avec quelques tendances marquées par la biologie des animaux souterrains et cavernicoles. La biologie des Isopodes interstitiels présente-t-elle des particularités analogues ? Les données sont encore à cet égard, très modestes. Les auteurs ne donnent en général aucun renseignement biologique au cours de leurs diagnoses. Nous en sommes réduits à quelques informations réunies par DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960) au sujet d'*Angeliera phreaticola*.

Nous nous sommes donc proposée de suivre et d'analyser les processus de la reproduction et du développement des genres *Microcharon* et *Angeliera*.

Il nous a paru nécessaire au préalable de définir les conditions écologiques présidant à ces phénomènes. Dans ce domaine, les recherches assez avancées fournissent de nombreuses indications (ANGELIER, 1953 ; DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960 ; RENAUD DEBYSER, 1963) que nous avons tenté de regrouper et de compléter par des observations personnelles. Après avoir replacé les Isopodes interstitiels dans leur contexte écologique, objet de la première partie de ce travail, nous relatons le comportement si particulier de ces animaux, et nous essayons d'envisager les différents aspects de leur reproduction, en prenant *Microcharon marinus* comme référence. Nous abordons ensuite le développement et la question du cycle reproducteur. Il est probable que l'étude du développement ontogénique éclaire certains faits relevant du domaine de la phylogénie. Au terme de cette étude biologique, une confrontation des résultats avec, d'une part, les aspects de la biologie de quelques formes voisines d'Isopodes des eaux de surface et, d'autre part,

Source : MNHN, Paris

les particularités biologiques des animaux souterrains, met en relief certaines tendances qui se retrouvent chez de nombreuses formes souterraines.

Au cours de la troisième partie de ce travail, nous introduisons des documents sur la répartition des Isopodes interstitiels.

L'un des défauts majeurs de ce travail, est l'absence de renseignements concernant les autres formes d'Isopodes interstitiels (*Microcerberus*, par exemple). Nous possédons des données trop fragmentaires à leur sujet. Nous poursuivrons leur étude dans un proche avenir, ainsi que celle des Amphipodes interstitiels.

Nous espérons, par ces recherches, apporter une contribution à la connaissance et aux problèmes posés par la faune interstitielle. Nous n'envisageons pas pour l'instant de donner une réponse à toutes les questions taxonomiques. Mais nous considérons qu'elles doivent s'appuyer sur des données biologiques, et que, par conséquent, des éléments de la solution figurent peut-être dans ce travail.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude suivante porte sur des milliers d'individus de *Microcharon marinus* et d'*Angeliera phreaticola* récoltés dans l'eau des plages marines du Racou et d'Argelès-sur-Mer (Pyrénées-Orientales). Les recherches s'appuient également sur des populations importantes des plages littorales de Corse et de Sardaigne. *Microcharon angelieri* recueilli en nombre plus limité, provient de la nappe phréatique superficielle et profonde du Tech. *M. marinus* sert de référence pour des comparaisons avec d'autres genres et espèces françaises ou étrangères obtenus au cours de diverses missions et aimablement confiés pour étude par des collègues français et étrangers *(Microcharon rouchi, M. boui, M. juberthiei, M. heimi, Paracharon renaudae).*

Récoltes. Les formes des plages littorales et des plages du lit du Tech ont été extraites par la méthode dite de sondage KARAMAN-CHAPPUIS préconisée par KARAMAN et mise au point par CHAPPUIS.

Elle consiste à creuser un trou dans le sable, en un point déterminé de la plage, suivant les conditions météorologiques, jusqu'au contact de la nappe d'eau sous-jacente, et à entamer le niveau imbibé d'eau souterraine. L'eau sourd au fond de l'excavation ; il suffit de filtrer l'eau interstitielle à l'aide d'un filet à planeton de façon à concentrer la faune. Le procédé donne de meilleurs rendements lorsqu'on opère de la façon suivante : récolte de l'eau dans un récipient et filtrage hors du trou de manière à provoquer un apport constant d'eau interstitielle, tout en remettant régulièrement en suspension les animaux tombés au fond. Si ces opérations sont simples par temps calme en mer, elles se transforment rapidement en véritables travaux de terrassements lorsque la mer est agitée, car la migration des Isopodes, en retrait par rapport au rivage, oblige à effectuer le prélèvement en contrebas d'une dune (Racou-Argelès) qui a tendance à s'ébouler lorsque son profil d'équilibre est atteint, tandis que les vagues tendent à envahir l'aire de prospection. Un « mur » de sable doit alors être érigé pour protéger l'eau du trou de l'invasion d'eau de mer. Les tempêtes en mer interdisent tout prélèvement.

La même méthode des sondages employée sur les plages du lit du Tech se montre décevante, en raison de la mobilité et de la brièveté des plages fréquentées de façon sporadique par les Isopodes interstitiels. Nous lui avons préféré la méthode des pompages :

Elle consiste à aspirer l'eau phréatique par l'intermédiaire de tubes enfoncés dans les sédiments, et munis d'une pompe. De telles installations destinées à l'irrigation existent le long des rives du Tech, et puisent l'eau dans la nappe phréatique à une profondeur de 8 m environ. Ce procédé nous a permis d'extraire régulièrement *Microcharon angelieri.*

Les espèces récoltées par l'équipe du Laboratoire de Moulis ont été recueillies en partie par cette dernière méthode dans l'Ardèche et le Gard, en partie par un procédé de pompage dû à BOU et ROUCH, compromis entre le système précédent et l'appareil de DELAMARE DEBOUTTEVILLE.

Enfin, les espèces marines étudiées ci-dessous ont été récoltées par plongées en scaphandre autonome ; 7 à 8 dm^3 de sable détritique furent brassés dans un bac rempli d'eau de mer, permettant de récupérer la faune par lévigation (SALVAT, 1964).

Tri. — La faune recueillie dans le filet à plancton, ainsi que l'eau sont retournées dans un bocal contenant un peu d'eau interstitielle. Le tri à la loupe binoculaire doit s'effectuer sur de très petites fractions de la récolte, sur boîte de Pétri, afin de ne pas laisser échapper les jeunes, petits, très transparents et difficiles à discerner dans une trop grande épaisseur de liquide rendu opaque par des particules limoneuses.

Les Isopodes isolés sont soit fixés à l'alcool à 70°, soit répartis dans les élevages.

L'étude qualitative commence par l'observation d'animaux éclaircis dans l'acide lactique, et montés sur lame creuse, en préparation ouverte de façon à pouvoir les observer sous tous les angles. Tous les appendices figurés ci-dessous ont été disséqués.

Mesures. — Toutes les mesures ont été effectuées au mieroscope, grâce à un micromètre oculaire étalonné à l'aide d'un micromètre objectif pour chaque objectif déterminé. La longueur totale du corps est définie entre le bord rostral du céphalon et le bord caudal du telson d'un animal en extension.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LE MILIEU - ÉCOLOGIE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

NAPPES SOUTERRAINES LITTORALES

Avant d'aborder l'étude biologique des Isopodes interstitiels, il convient d'envisager les modalités écologiques qui régissent le mode de vie de ces animaux et qui conditionnent leur répartition.

A la suite des travaux de DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960) et des recherches écologiques de RENAUD DEBYSER (1963), le milieu interstitiel des plages est bien connu.

Microcharon marinus et *Angeliera phreaticola* vivent en populations importantes dans les sables des plages du Roussillon. Ils n'occupent pas uniformément tout le littoral, mais des portions de plages qui réunissent les conditions écologiques favorables.

La carte de la figure 1 indique les stations de *Microcharon marinus* et de *Angeliera phreaticola* le long de la côte catalane, ainsi que celles de quelques formes des nappes phréatiques du Tech et de la Baillaurie (1, *Angeliera phreaticola* Chappuis et Delamare ; 2, *A. phreaticola* Chappuis et Delamare et *Microcharon marinus* Chappuis et Delamare ; 3, *M. marinus* Chappuis et Delamare ; 4, *M. angelieri* Coineau ; 5, *M. angelieri* Coineau, *Ingolfiella catalanensis* Coineau, *Bathynella natans* Vejd., *Parabathynella fagei* Delamare et Angelier, *Salentinella delamarei* Coineau ; 6, *A. phreaticola* Chappuis et Delamare et *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis ; 7, stations dépourvues de Crustacés Isopodes ou Amphipodes ; 8, *Bathynella natans* Vejd.

1. TOPOGRAPHIE

La bande littorale sableuse, frontière entre le domaine marin et le domaine continental, est le siège d'échanges très complexes entre les eaux provenant du continent et celles que les vagues marines déversent dans la zone du ressac. Les modalités de cet affrontement permanent dépendent avant tout des conditions météorologiques. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960) décrit avec précision les fluctuations de la « zone de mélange », dépendant du débit plus ou moins abondant de la nappe phréatique adjacente, selon les périodes de pluies et de sécheresse, et de l'intensité et de l'extension du déferlement des vagues sur la plage.

Au Racou et à Argelès (Pyrénées-Orientales), la plage, immense, était particulièrement prospère le long de la portion située entre le cours d'eau la Massane, parallèle au rivage sur une longueur de 800 m environ et la mer. La Massane termine son cours par une lagune au Racou. Après de fortes pluies, le grau s'ouvre et l'eau de la lagune s'écoule vers la mer. Pendant les périodes de beau temps sur le continent, et de calme en mer, l'eau stagnante de la lagune et la nappe phréatique sous-jacente filtrent lentement à travers le cordon littoral et déterminent avec l'eau de mer de la « zone de circulation » une zone de mélange étendue, proche de la ligne de rivage, très favorable à la colonisation des sables par les Isopodes interstitiels. Après les pluies, la rivière grossie et le flux phréatique plus important provoquent un débit plus grand des eaux continentales dont la limite s'approche du bord de mer : l'extension de la zone de mélange diminue d'autant. Pendant les époques de tempêtes en mer, les vagues déferlent loin sur la plage et une absorption intense d'eau de mer par le sable entraîne également une régression de la zone de mélange dont la limite recule par rapport au rivage marin. Le déferlement pendant les tempêtes, conjugué à un flux phréatique intense et rapide aboutit au morcellement de la zone de mélange. On conçoit les conséquences d'une instabilité aussi grande, et en particulier les variations de salinité et de température qu'elle entraîne. *Microcharon marinus* et *Angeliera phreaticola* se tiennent dans cette zone de mélange, et sont amenés à effectuer des migrations à l'intérieur de la plage, selon les déplacements de ces territoires de mélange très mobiles. Ils se concentrent dans les segments de plus grande stabilité. Les conditions deviennent relativement plus stables pendant la période estivale et la zone de mélange atteint son maximum d'extension.

Source : MNHN, Paris

Les plages les plus propices à la récolte de *M. marinus* et *A. phreaticola* sont soit voisines de l'embouchure d'un fleuve, soit parallèles à une lagune ou un étang. Lorsque l'arrivée d'eaux continentales devient insuffisante, ou nulle, la zone de mélange trop réduite et le milieu insuffisamment drainé ne permettent pas l'installation des populations.

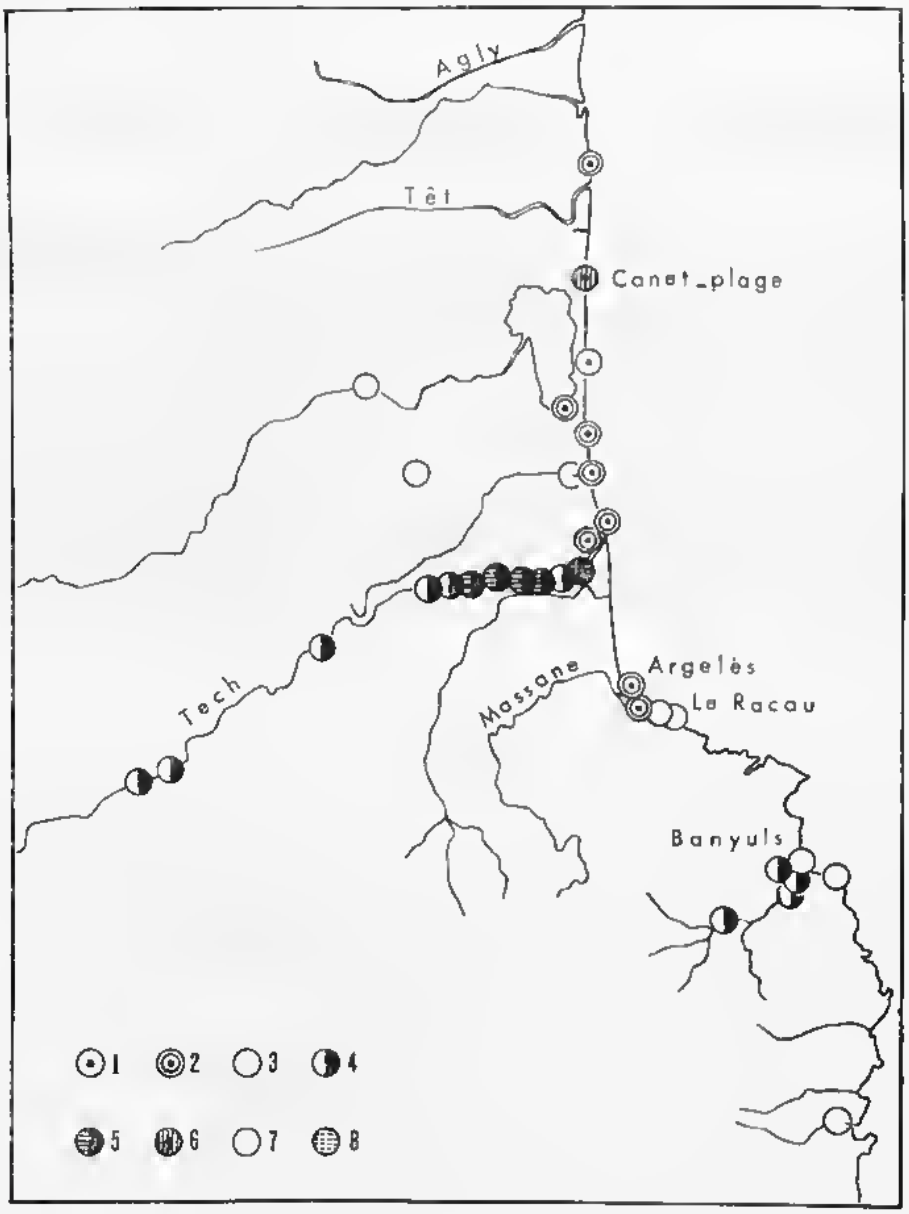


Fig. 1. — Carte des stations prospectées en Catalogne.

2. STABILITÉ DES PLAGES

L'action de la houle sur la plage se fait sentir pendant les tempêtes. Le déferlement des vagues entraîne le tassement, et le remaniement du sable, et par suite, une grande instabilité. Le profil des plages d'Argelès et du Racou, traduit un équilibre très précaire constamment soumis aux actions des vagues. Le déplacement du sable, le frottement des grains, leur tassement, sont néfastes aux organismes interstitiels qui fuient le liseré sableux battu par les vagues. Lorsque la mer est très agitée, les Isopodes interstitiels émigrent vers les zones plus stables de la plage, soit en retrait, sous la dune, soit en profondeur.

Source : MNHN, Paris

Un grau qui s'ouvre pendant les pluies est aussi un facteur d'instabilité de la plage. Le jeu combiné de l'eau continentale qui sculpte le lit de l'embouchure dans le sable, et des vents qui changent l'orientation des vagues, aboutit à une grande mobilité de l'embouchure qui se déplace plus ou moins. Le cordon littoral est donc caractérisé par une grande instabilité pendant une grande période de l'année.

3. GRANULOMÉTRIE

L'animal interstitiel vit par définition dans l'eau qui emplit les interstices intra-sableux. C'est dire l'importance du calibre des grains de sable, de leur forme, et de leur nature, dont dépendent les espaces habitables (Prenant, Delamare Deboutteville, Jonhson, Renaud Debyser).

Les courbes cumulatives, et les histogrammes des figures 3, 4 et 5 caractérisent les sables favorables à la colonisation de *Microcharon* et *A. phreaticola*. Les animaux évoluent dans des sables grossiers, non homogènes. A Argelès-Plage, par exemple, on remarque un maximum d'éléments compris entre 1,25 et 1,60 mm. Il en est de même pour les sables du Racou, de la marina du Lido del Sole (Sardaigne), de l'embouchure de La Regina (Corse). Les sables de l'embouchure de la Liscia (Corse) contiennent un maximum d'éléments compris entre 0,8 et 1 mm, et une forte proportion de grains compris entre 1 et 1,6 mm : ils sont cependant bien colonisés par *Microcharon* et *Angeliera*. Tous ces sables comportent peu ou pas d'éléments fins susceptibles de colmater les espaces poraux ; si leur proportion augmente (fig. 5, à 800 m du grau de la Liscia en Corse), ils deviennent inhabitables en raison du colmatage des interstices par les grains fins. Les sables fins homogènes (fig. 5, à Canet-Plage par exemple) comportent un maximum d'éléments entre 0,25 et 0,31 mm et sont peu propices à l'établissement de populations d'Isopodes interstitiels ; seul *Angeliera* subsiste à Canet en nombre réduit. Lorsque les éléments grossiers viennent à être en trop grande proportion (exemple, les sables de la lagune du Liamone en Corse, fig. 4), le sable ne reste plus meuble, se tasse et devient inhabitable pour *Angeliera* et peu favorable pour *Microcharon*.

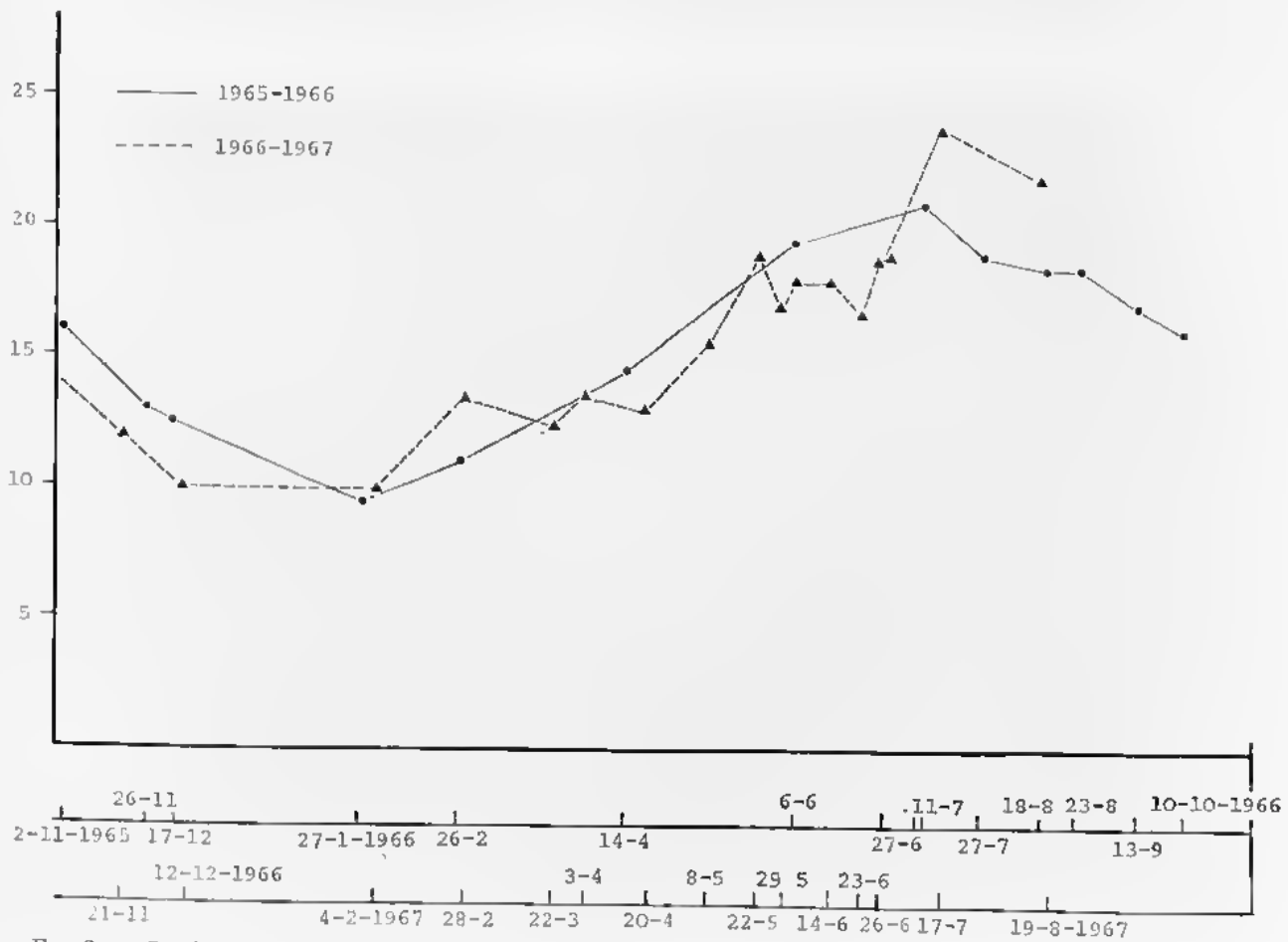


Fig. 2. — Courbes de température de l'eau interstitielle littorale à Argelès-Plage : années 1965-1966 et 1966-1967.

Source : MNHN, Paris

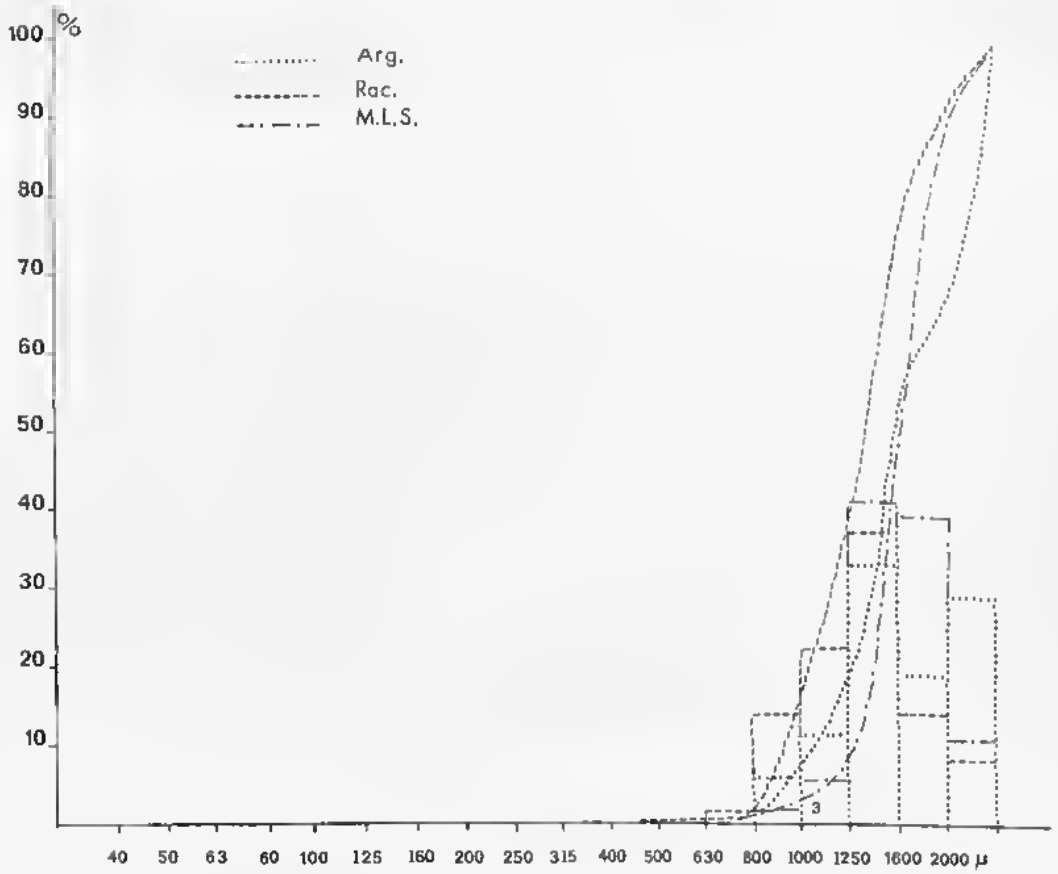


FIG. 3. — Histogrammes et courbes cumulatives semilogarithmiques de granulométrie à Argelès-Plage, au Racou (littoral) et à la Marina du Lido del Sole (Sardaigne).

Si les diverses courbes des sables habités par *M. marinus* ne coïncident pas, du moins présentent-elles des caractéristiques voisines qui attestent de la dépendance étroite entre le type granulométrique du sable, et la présence ou l'absence de *M. marinus*. Tous les sables littoraux peuplés par *Microcharon marinus* et *Angeliera* sont des sables siliceux aux grains irréguliers, et aux arêtes vives (planches I et II) qui ménagent un volume habitable suffisant. Les sables calcaires littoraux, trop fins, n'ont jamais livré d'Isopodes interstitiels (tandis que les sables détritiques coralliens plus grossiers offrent des populations importantes en Nouvelle-Calédonie) ; l'agencement des éléments calcaires tend à colmater les canalicules.

Le tassement du sable, qui réduit les méats intra-sableux s'oppose à une bonne perméabilité du sable, et par suite, à une oxygénation suffisante (RENAUD-DEBYSER, 1963), et rend le sable rapidement inhabitable pour *Microcharon* et *Angeliera*. La diminution et même l'obturation des espaces poraux par des limons argileux trop abondants ne garantissent plus la continuité des fins couloirs ; l'eau interstitielle ne se renouvelle plus normalement, et le milieu, mal irrigué et mal oxygéné, s'appauvrit. Ainsi, le creusement d'un grau artificiel sur la Massane à Argelès-sur-Mer, en amont du Racou, a-t-il entraîné une régression de la lagune et un débit souterrain insuffisant de la nappe phréatique du Racou. Un colmatage progressif des interstices sableux a pu être suivi au cours de l'année 1965, et les populations d'*Angeliera*, puis celles de *Microcharon* ont disparu peu à peu.

4. TEMPÉRATURE

La température de l'eau interstitielle dépend de celles de la mer et de l'eau phréatique arrivant du continent. Des mesures régulièrement effectuées à Argelès-sur-Mer pendant les prélèvements à une distance d'environ 2 m du rivage, montrent que la température croît régulièrement à partir du printemps, passe par un maximum en juillet, puis redescend. La température minimale de 1966 est de 9,5 °C, la température

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I. — Sables des stations du Racou, en haut, et d'Argelès-sur-Mer, en bas (cliché J. LECOMTE).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

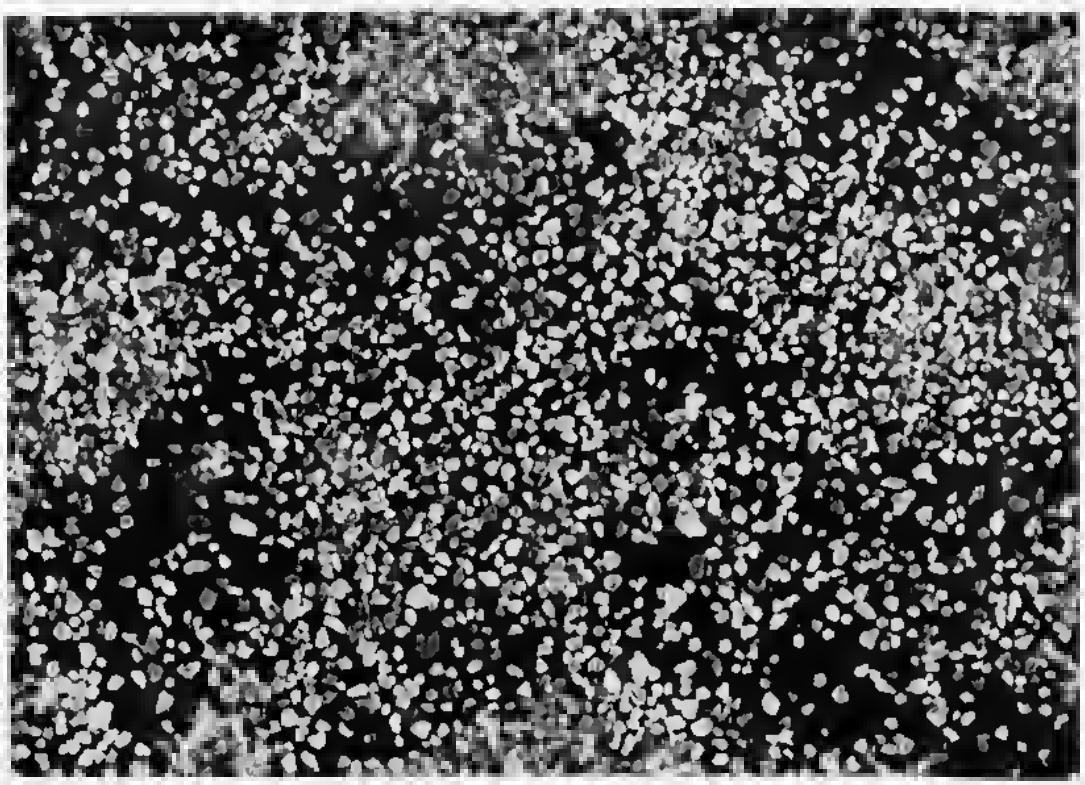


PLANCHE II. — Sables des stations de Canet-Plage, en haut, et des bords de la lagune du Liamone (Corse) (cliché J. LECOMTE.)

Source : MNHN, Paris

maximale, de 21°, soit une amplitude de 11,5°. En 1967, elle croît moins régulièrement du printemps à l'été ; les fluctuations sont dues à des périodes de « garby » (vent marin d'été) qui rafraîchissent la mer, ce qui entraîne une légère baisse de température dans la zone de mélange très proche du rivage en été. L'amplitude atteint 14 °C en 1967. Les deux courbes annuelles offrent un profil analogue (fig. 2). Pendant la saison chaude, la nappe d'eau interstitielle littorale présente une température légèrement inférieure à celle de la mer, avec un écart d'environ 2° ; en hiver l'inverse se produit, avec une différence du même ordre qu'en été. Exceptionnellement, la zone de mélange se refroidit considérablement au moment de la fonte des neiges, par exemple : nous avons ainsi enregistré en 1965 une température de 3 °C en février à 4 mètres du rivage, et de 7° à 2 mètres seulement du rivage. Les Isopodes interstitiels sont peu sensibles aux variations de température.

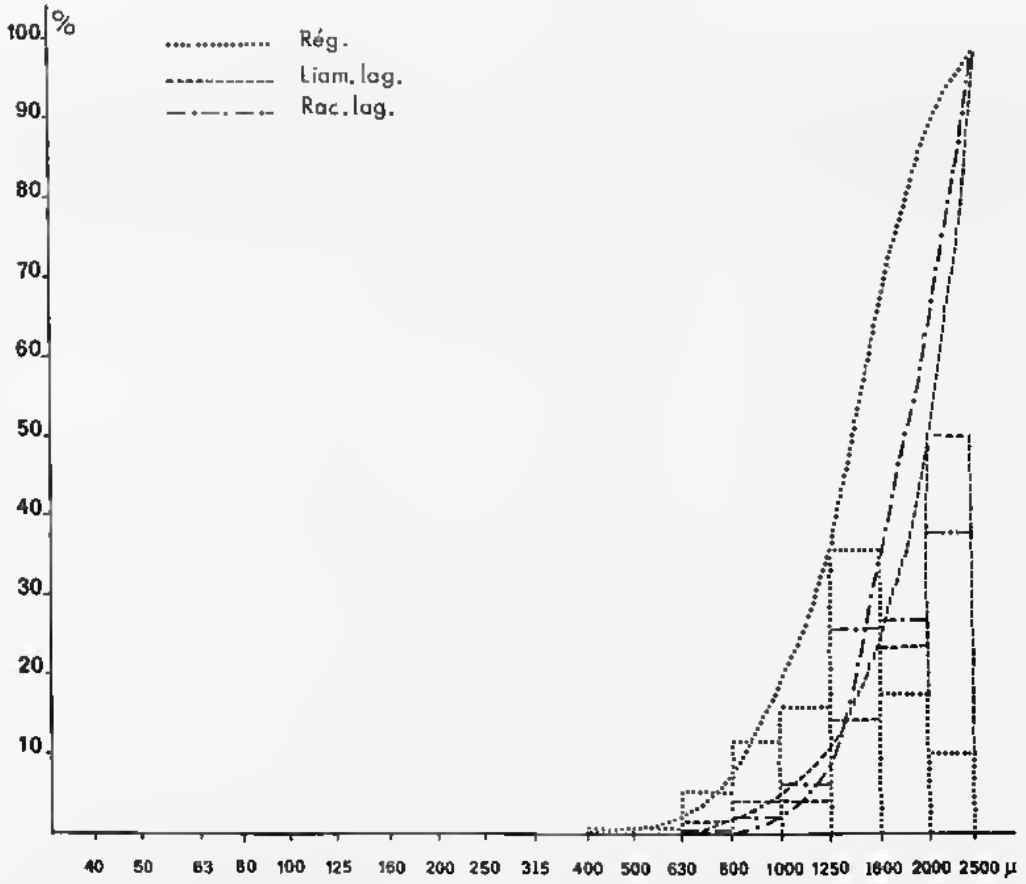


FIG. 4. — Histogrammes et courbes cumulatives semilogarithmiques de granulométrie à l'embouchure de la Regina (Corse), au bord des lagunes du Liamone (Corse) et du Racou (continent).

5. SALINITÉ

La salinité, en un point donné de la plage, dépend de l'importance relative des apports d'eau de mer et d'eau douce. L'apport d'eau de mer est déterminé par les vents qui engendrent des tempêtes et le déferlement plus ou moins intensif des vagues ; le flux phréatique continental varie en fonction du régime hydrique sur le continent. La variation de l'un de ces facteurs entraîne une variation de salinité immédiate, et une variation saisonnière (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960).

Lorsque l'influence marine est maximale, pendant une période de mer agitée par exemple, une teneur en sel de 37,21‰ peut être constatée (au Racou en novembre 1964). Le jour précédent, le même point (à 1,5 m du rivage) était caractérisé par une salinité de 7,25‰, traduisant un apport d'eau douce important après une semaine de pluies. En hiver, le débit important du flux souterrain continental entraîne une salinité moindre jusqu'au rivage de la mer, lorsque celle-ci est calme (5 à 7‰ Cl Na environ). En été, par contre,

Source : MNHN, Paris

les apports marins l'emportent sur le flux souterrain continental devenu très faible en raison de la sécheresse ; la salinité s'élève dans de grandes proportions (36 à 37‰ Cl Na). Elle peut même augmenter jusqu'à dépasser les valeurs constatées en mer (40,79‰ Cl Na, à Canet-Plage en 1953, observation rapportée par DELAMARE DEBOUTTEVILLE).

La salinité se répartit ainsi, suivant une radiale de la plage du Racou en août 1964 : à 60 cm de la ligne de rivage, la teneur en sel s'élève à 34,69‰ ; à 2,5 m du bord, 5,94‰ et au bord de la lagune 1,71‰. Il est remarquable de constater que le genre *Microcharon* est représenté, dans chacun des trois prélèvements, mais avec l'abondance la plus grande dans le prélèvement médian. Les Isopodes interstitiels littoraux supportent d'importantes variations de salinité.

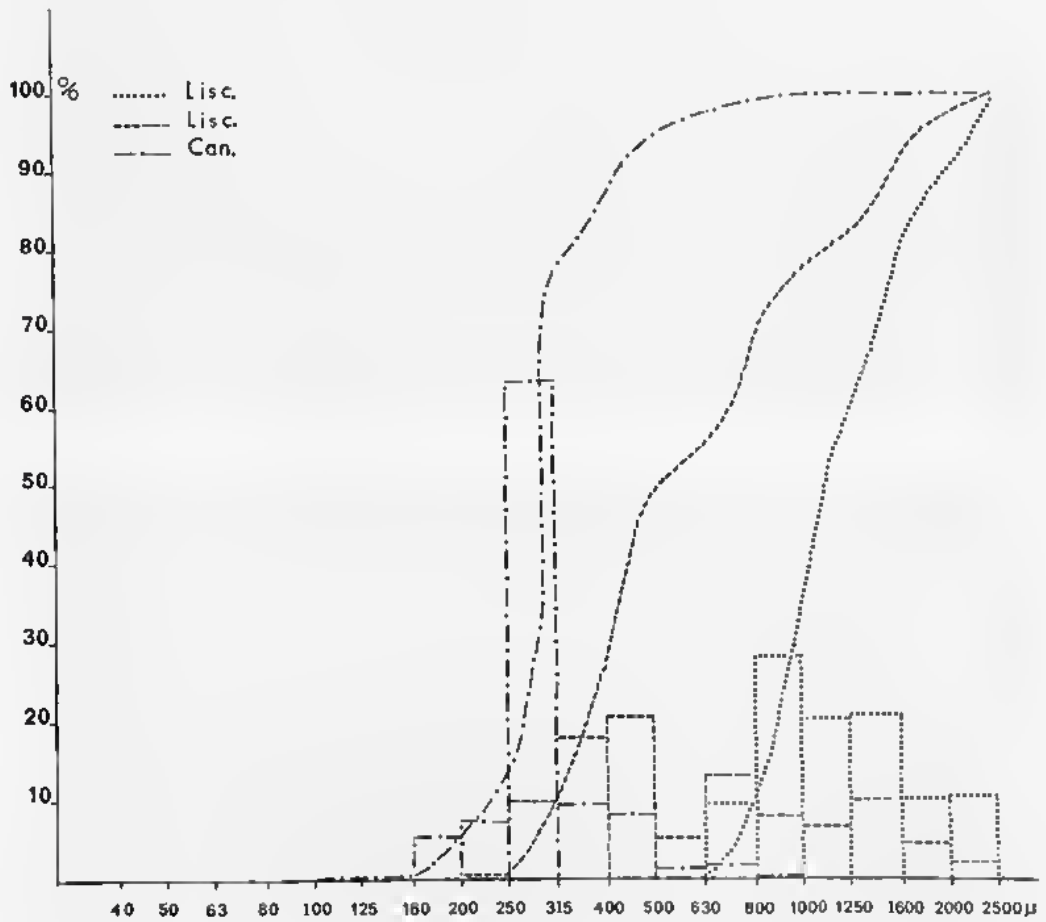


FIG. 5. — Histogrammes et courbes cumulatives semilogarithmiques de granulométrie à Canet-Plage, à l'embouchure de la Liscia (Corse) et à 800 m de l'embouchure de la Liscia.

6. OXYGÈNE DISSOUS

Une bonne irrigation du sable engendre en général une oxygénation suffisante. Nous n'avons pas effectué de mesures. Les valeurs obtenues par ANGELIER à la plage du Troc, près de Banyuls-sur-Mer et par RENAUD-DEBYSER, chiffrent la teneur en oxygène dissous de l'eau interstitielle à environ 3 à 5,5 cm^3 par litre, soit légèrement moins que la teneur de l'eau de mer en O_2. Lorsque l'oxygène dissous est absent, le milieu interstitiel devient réducteur, et le sable noircit et devient abiotique. Les rives de la lagune du Racou les plus éloignées de la mer, sont souvent le siège de tels phénomènes. Les sables des rives opposées, soumis à une circulation d'eau suffisamment rapide, offrent au contraire une oxygénation propice à la vie interstitielle.

Source : MNHN, Paris

7. AUTRES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

Des matières organiques se trouvent mélangées aux sables soit à l'état solide (débris d'algues, débris végétaux divers, cadavres d'animaux...) (Renaud-Debyser, 1963), soit à l'état soluble et difficilement dosable. Les plages encombrées de débris végétaux sont inhabitables pour les animaux interstitiels, et pour les Isopodes donc, par suite d'une accumulation de bactéries qui utilisent l'oxygène du milieu et le rendent réducteur. La teneur en matière organique des plages riches reste faible.

Le milieu interstitiel littoral est totalement obscur.

CONCLUSIONS

Les plages sont le siège de l'affrontement entre les apports d'eau de mer et d'eau phréatique continentale. La zone de mélange se déplace selon l'importance de chacun de ces facteurs, et engendre une grande instabilité au sein de la plage. Les conditions de gisements les plus favorables à l'établissement de populations de *Microcharon* et *Angeliera* sont des sables siliceux grossiers, à maximum granulométrique situé entre 1,25 et 1,60 mm, bien irrigués par un flux souterrain suffisant. L'évolution de la température au cours de l'année se traduit par des variations d'une amplitude d'environ 11 à 14 °C supportées par les Isopodes interstitiels. D'importants écarts de salinité de l'eau interstitielle, se manifestent en fonction du débit de la nappe phréatique continentale et du déferlement des vagues. Le milieu interstitiel littoral est donc caractérisé par sa grande instabilité.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

NAPPES PHRÉATIQUES CONTINENTALES

Certains Isopodes interstitiels, comme ceux appartenant au genre *Microcharon* fréquentent les nappes phréatiques continentales. Ils trouvent là des conditions de vie très différentes de celles des nappes souterraines littorales.

Nous avons prospecté les plages qui encombrent le lit du Tech et la nappe phréatique profonde latérale au Tech, accessible par des pompes branchées sur de longs tubes qui plongent directement dans cette nappe.

1. GRANULOMÉTRIE

Les plages du lit du Tech, composées d'éléments très grossiers avec un maximum d'éléments compris entre 2 et 12 mm, mélangés à une forte proportion de plus gros éléments (supérieurs à 12 mm) et d'éléments moyens (compris entre 1,16 et 2 mm) (Angelier, 1953), sont le siège de remaniements constants dûs aux variations du débit fluvial superficiel. Cette instabilité et l'abondance de très gros éléments est peu propice à l'établissement de populations nombreuses de *Microcharon*. Ces Isopodes fréquentent les plages les plus

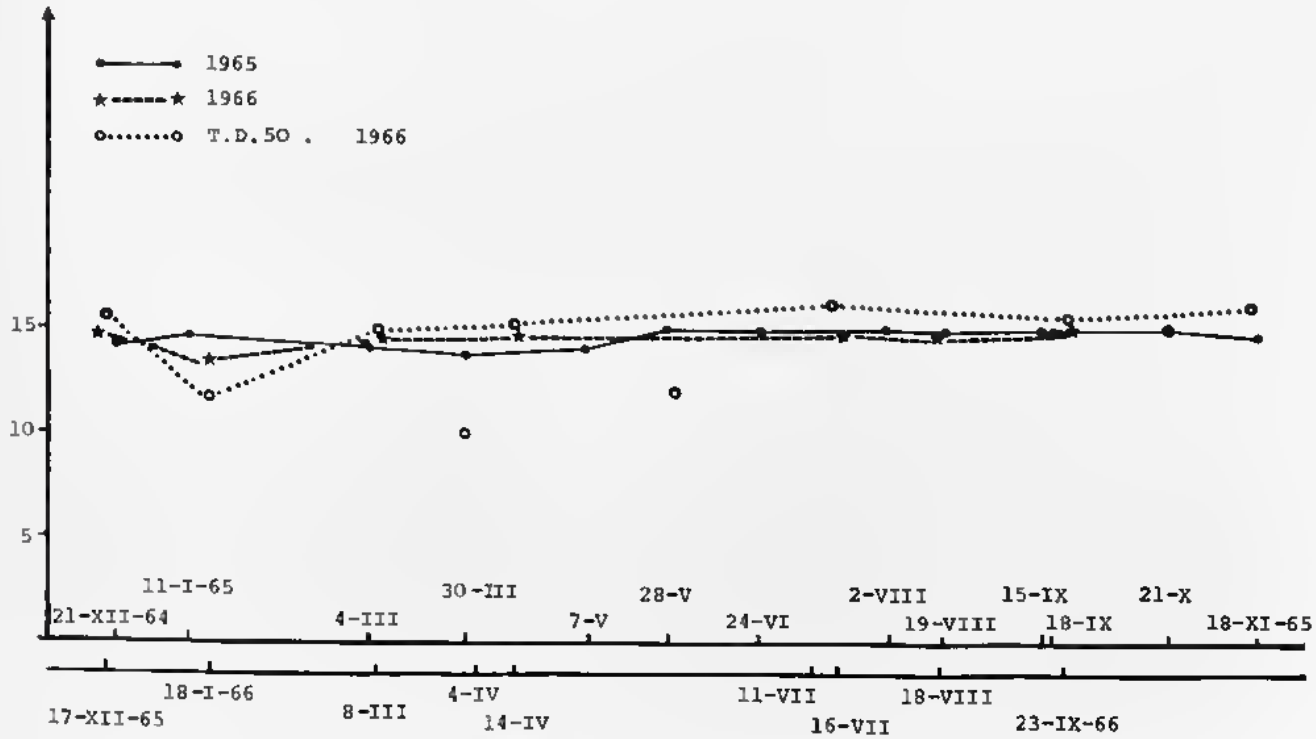


Fig. 6. — Courbes de température de l'eau phréatique du Tech, entre 5 et 9 m de profondeur pendant les années 1965 et 1966.

Source : MNHN, Paris

stables et les moins éphémères, de façon intermittente. Le limon abondant convoye par les eaux du fleuve colmate souvent les interstices sableux et s'oppose ainsi au renouvellement de l'eau, et, par suite, à l'installation de *Microcharon*. Le sable remonté par les pompes des rives du Tech présente des caractéristiques granulométriques assez voisines de celles des sables de surface. Les éléments les plus grossiers sont cependant moins abondants ; on trouve un maximum d'éléments compris entre 2 et 2,5 mm, et une forte proportion d'éléments compris entre 1,25 et 2 mm ainsi que des éléments plus fins (0,8 à 1 mm et 0,4 à 0,5 mm). La courbe de la figure 7 traduit les proportions des différents éléments. Ces sables sont donc moins bien classés que les sables littoraux et beaucoup plus hétérogènes. Les grains irréguliers garantissent un espace habitable suffisant.

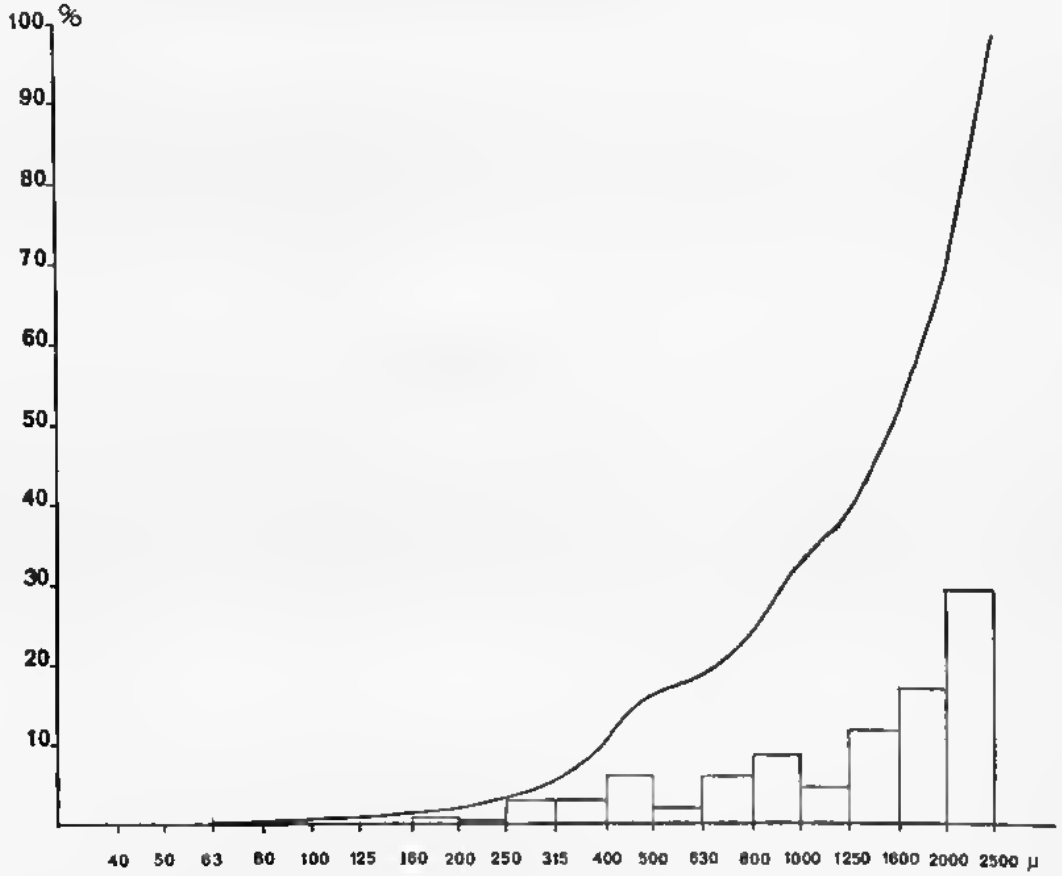


Fig. 7. — Histogramme et courbe cumulative semilogarithmique de granulométrie : nappe phréatique du Tech (pompe 50).

2. TEMPÉRATURE

Les variations de température peuvent atteindre une grande amplitude journalière et saisonnière en fonction de la température du fleuve. Angelier indique des variations journalières de l'ordre de 13 à 14 °C pendant les journées ensoleillées. Les sables submergés offrent des variations bien inférieures : les écarts journaliers disparaissent. L'instabilité thermique diminue avec la profondeur. Les courbes de la figure 6 traduisent les variations de la température de l'eau interstitielle phréatique à 8 m de profondeur, à une distance de 150 m du lit du Tech, pendant les années 1965 à 1966. Nous constatons que l'amplitude maximale est de 1 à 2 °C. L'eau phréatique directement adjacente au lit du fleuve subit des variations sensiblement plus élevées (pompe TD 50, située à 10 m du Tech) : 4,5 °C. Ces variations sont faibles en regard de l'instabilité thermique de l'eau interstitielle littorale.

Si le débit des eaux de surface varie dans de grandes proportions, celui des zones profondes est probablement lent et constant.

Le milieu phréatique s'avère plus stable que les plages marines.

Source : MNHN, Paris

ESSAI DE MONOGRAPHIES BIOLOGIQUES

Après avoir précisé les caractéristiques du milieu interstitiel dans lequel évoluent les genres *Microcharon* et *Angeliera*, nous allons tenter de montrer jusqu'à quel point ces Isopodes offrent des caractères biologiques d'adaptation à ce milieu. Nous envisageons tout d'abord les adaptations concernant leur morphologie. Puis nous abordons les données que nous avons pu recueillir sur leur comportement et leur éthologie, l'étude de leur reproduction, et celle de leur développement et de leur cycle reproducteur.

Nous considérons successivement une espèce littorale vivant en eau saumâtre, *M. marinus*, puis quelques espèces dulçaquicoles, et enfin quelques formes marines. Au terme de cette étude qui met en relief des modalités biologiques remarquables, les résultats prennent toute leur valeur en fonction de comparaisons avec les informations glanées dans la littérature, concernant les formes les plus voisines, qu'elles soient libres, souterraines ou épigées.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

CARACTÈRES ADAPTATIFS DES ISOPODES AU MILIEU INTERSTITIEL

Les genres *Microparasellus*, *Microcharon*, *Paracharon*, *Angeliera* et *Microcerberus*, répondent particulièrement bien aux critères d'un mode de vie interstitielle caractéristique.

Ces traits d'adaptation au milieu psammique ont été mis en évidence par les spécialistes des différents groupes vivant dans les interstices des grains de sable, puis soulignés et récapitulés par Delamare Deboutteville (1960) et Swedmark (1964). Ils concernent la morphologie, l'anatomie, la biologie, le comportement et la physiologie.

1. TAILLE

Les genres *Microcharon*, *Paracharon*, *Angeliera* et *Microcerberus* se rangent parmi les plus petites formes d'Isopodes connues. La longueur de *Paracharon* oscille entre 0,62 et 0,82 mm ce qui correspond à la plus petite taille enregistrée chez les Isopodes libres. *Microcharon* mesure entre 1 mm et 1,3 mm, *Angeliera* atteint entre 1,30 et 1,70 mm et *Microcerberus* entre 0,70 et 1,34 mm. Tous ces genres se situent donc au-dessous de la limite moyenne de longueur du corps de 2 à 3 mm, indiquée par Swedmark pour la faune interstitielle.

2. ALLONGEMENT

Delamare Deboutteville, ainsi que de nombreux biospéléologues notent la forme du corps plus grêle et les longs appendices des formes souterraines. Cette remarque s'applique remarquablement aux Isopodes interstitiels, tous bacilliformes. *Microcharon* est en moyenne 11 à 12 fois plus long que large ; la longueur de *Angeliera*, genre très long et délié, atteint 13 à 14 fois sa largeur; celle de *Microcerberus* comprend dix fois la largeur. Remarquons que les *Anthuridae*, auxquels appartient *Microcerberus*, manifestent déjà une tendance à l'allongement du corps ; cette tendance s'accentue encore chez *Microcerberus*. Les *Janiridae* sont certes bien plus longs que larges, mais dans de moindres proportions : c'est ainsi que chez *Jaera*, on observe, longueur = 2 fois environ la largeur; chez *Iais*, longueur = 3 fois la largeur ; chez *Neojaera*, longueur = 4,3 fois la largeur. *Microcharon* et *Angeliera* exagèrent encore cette tendance morphologique nématomorphe qui est renforcée par la présence de longs uropodes ; ils ne présentent pas d'élargissements latéraux des segments du péréion sous lesquels viennent s'insérer les péréiopodes comme chez la plupart des *Janiridae* ; leurs péréiopodes s'insèrent dorsalement, ou dorso-latéralement. Les péréiopodes des Isopodes interstitiels sont notablement plus longs que ceux des Isopodes épigés les plus voisins : les différents articles sont moins trapus, plus étroits, et cette gracilité se manifeste encore plus nettement chez les *Microcharon* dulçaquicoles que chez les *Microcharon* marins ou littoraux. Ainsi, tous les *Microcharon* d'eau douce montrent de très longs péréiopodes minces dont la longueur est encore augmentée par la grande dimension des griffes comparée à celles de *M. marinus*, forme littorale, ainsi que des antennes 1 notablement plus longues en raison de la présence d'un article supplémentaire par rapport aux *Microcharon* marins et saumâtres.

3. APLATISSEMENT DU CORPS

De nombreuses formes interstitielles sont très aplaties. Dans le cas des Isopodes interstitiels, ce caractère est peu sensible, car la plupart des représentants de la famille la plus voisine marquent déjà une

Source : MNHN, Paris

certaine propension à l'aplatissement de leur corps. Le phénomène est peut-être plus apparent chez les *Microcerberinae* que chez les *Microparasellidae*.

4. TRANSPARENCE

Les Isopodes interstitiels peuvent constituer des exemples types d'animaux interstitiels absolument transparents et dépigmentés lorsqu'ils sont vivants. La seule zone opaque, médiane, correspond au tube digestif rectiligne, bourré de matières plus ou moins argileuses. Leur transparence, dûe à une absence de pigmentation, est telle qu'il devient difficile de les repérer lorsqu'ils se faufilent entre les grains de sable.

5. ANOPHTHALMIE

La régression des yeux est un phénomène constant pour la faune interstitielle. Aucun Isopode interstitiel ne possède d'yeux. Rappelons que la disparition des yeux se manifeste de façon plus ou moins complète chez les groupes cavernicoles et que le domaine souterrain est celui où sont statistiquement plus fréquentes les manifestations telles que la dépigmentation et l'anophthalmie (Vandel, 1964). Il faut rappeler aussi que divers Isopodes épigés possèdent des yeux réduits (*Jais* ; *Asellus*, par exemple, dont on trouve dans la nature toute une série d'exemples à yeux plus ou moins réduits, allant de l'œil normal à l'anophtalmie complète).

6. MUSCULATURE. MOUVEMENTS

Delamare Deboutteville remarque que « l'allongement du corps est corrélatif d'un développement assez régulier des différents segments du tronc » et que la musculature segmentaire est particulièrement bien développée. Nous avons également bien observé les muscles tergaux-pleuraux très réguliers de chaque segment, et les muscles des péréiopodes très fournis des genres *Microcharon* et *Angeliera*. Ceux-ci sont visibles sur les animaux transparents et les coupes histologiques apportent la confirmation de leur importance. Leur rôle n'est pas à négliger si l'on considère le mode de locomotion des Isopodes interstitiels qui doivent ramper, se faufiler dans les interstices sinueux, s'agripper aux grains de sable. La rapide progression de ces animaux dans les espaces lacunaires est surprenante. Il est évident que les contractions et extensions des muscles permettent ces déplacements rapides et sinueux au cours desquels les Isopodes appliquent étroitement la surface de leur corps contre les grains de sable, ce qui implique une grande souplesse de leur tronc.

7. FRAGILITÉ

Il est rare de rapporter au laboratoire un Isopode interstitiel intact, pourvu de tous ses appendices. Toutes les méthodes de prélèvement, aussi peu brutales soient-elles, provoquent l'amputation de plusieurs, voire même de tous les appendices (à l'exception des pièces buccales), et le plus souvent la mort. Tous les systématiciens signalent cette surprenante fragilité. Les jeunes, ténus et délicats, ceux de *Angeliera* en particulier, ne peuvent être extraits du sable qu'avec de soigneuses précautions, et doivent être fixés sur le terrain. Encore ne les retrouve-t-on la plupart du temps, que réduits à un mince filament qui correspond au tube digestif. Le transport de nouveaux-nés, dans le sable, ou dans l'eau interstitielle seulement, suffit à les détruire totalement.

Le genre *Microcharon*, plus massif et plus robuste, présente une moindre fragilité.

8. THIGMOTACTISME

« Cette réaction, qui incline les animaux à prendre contact avec le support selon une surface maximale de leur corps » (Delamare Deboutteville, 1960), permet la coordination des mouvements et de la locomotion. Elle conditionne la vie dans le milieu psammique. Ce comportement envers le substrat se manifeste de façon spectaculaire chez les Microparasellides. Ces animaux sont incapables de nager ; ainsi, si nous lâchons un *Angeliera* ou un *Microcharon*, à l'aide d'une pipette, dans l'eau interstitielle, il se laisse tomber

Source : MNHN, Paris

au fond, essayant vainement de s'accrocher à quelques particules, par des mouvements saccadés et désordonnés de ses péréiopodes, et des déformations sinueuses de son corps tout entier. S'il se pose sur sa face dorsale, sur une surface lisse par exemple, il est bien souvent incapable de se retourner, en l'absence de grains de sédiment. S'il arrive au fond dans la position normale de marche, il réussit à progresser, lentement, en dérapant. Ses mouvements sont mal coordonnés. S'il rencontre quelques grains de sable, immédiatement l'animal circule à une vitesse surprenante, passant d'un grain à l'autre, le corps étroitement appliqué aux éléments sableux, les antennes dirigées vers l'avant, semblant « tâter » rapidement le terrain par des mouvements permanents de haut en bas. Sans aucun doute, les antennes II jouent un rôle dans l'exploration de la direction à suivre dans l'enchevêtrement des fins canicules interstitiels. La progression est assurée par les péréiopodes : les premiers péréiopodes tirent l'animal, les derniers le poussent ; la face ventrale reste plaquée, moulée contre les grains de sable, de sorte que le corps progresse de façon souple et flexueuse. La marche arrière s'effectue avec autant de célérité que la marche avant ; si l'animal vient à être inquiété, il s'arrête net et prend une position arquée caractéristique, céphalon et antennes relevés, uropode et pléotelson maintenus en l'air également. Puis l'animal repart.

Lorsque l'animal n'est pas inquiété, à l'arrêt, il moule son corps sur les grains de sable. La marche sur le limon lui est possible, mais il évolue beaucoup moins vite que dans le sable. Le contact avec les grains de sédiment s'avère donc indispensable. Ce comportement, paradoxalement, peut devenir fatal à l'animal : s'il n'existe qu'un seul grain de sable à sa disposition (nous avons renouvelé l'expérience plusieurs fois), l'animal s'avance à la recherche d'une autre particule sableuse qu'il ne trouve pas, restant en équilibre sur les trois dernières paires de péréiopodes ; il recule alors, toujours en quête de contact, et se maintient cette fois-ci avec les premières paires de péréiopodes, le reste du corps tentant de s'appliquer au substrat. Ce mouvement de va et vient, se reproduit indéfiniment, et l'animal, prisonnier de son grain de sable, finit par mourir d'épuisement.

9. EURYTHERMIE

En un point donné d'une plage, la température varie en fonction de celles de la mer et de la nappe phréatique continentale incidente. Nous donnons dans un chapitre précédent les variations de température de l'eau souterraine littorale à Argelès-sur-Mer, au cours de deux années successives, à environ deux mètres de la ligne de rivage. En hiver, en présence de conditions semblables (granulométrie, salinité, stabilité), sur une même portion de plage, *M. marinus* se tient de préférence là où la température reste moyenne (8-9 °C). Nous avons enregistré en février 1965, une température de 7° à deux mètres du rivage et de 3° à quatre mètres du rivage, au Racou. Le genre *Microcharon* était représenté dans les deux prélèvements, en nombre sensiblement équivalent. Les populations de *Microcharon* et *Angeliera* peuvent supporter, sans dommage des variations de température.

10. EURYHALINITÉ

Un exemple précis illustre le comportement euryhalin du genre *Microcharon* : en août 1964, au Racou, la salinité se répartit ainsi suivant une radiale de la plage entre la lagune et le rivage marin : bord de la lagune : 1,71‰ Cl Na ; à 2,50 m du bord de la mer : 5,94‰ Cl Na ; à 60 cm de la ligne de rivage : 34,69‰ Cl Na. Le prélèvement le plus proche de la mer a livré une soixantaine de *Microcharon*, le prélèvement médian un très grand nombre, ainsi que le prélèvement au bord de la lagune. Cette euryhalinité remarquable permet aux Isopodes de survivre aux tempêtes qui entraînent l'absorbsion des vagues par le sable, et par suite une brutale augmentation de la salinité. Elle a sans doute permis, dans le passé, à certaines formes, la migration progressive vers les eaux souterraines continentales, à partir du domaine psammique marin, par l'intermédiaire de la zone interstitielle littorale. Et il est probable que les formes dulçaquicoles actuelles ont été euryhalines à l'origine. Un même genre, comme *Microcharon*, existe à la fois dans les eaux phréatiques continentales, dans les eaux littorales souterraines, et dans les sables marins.

11. NOURRITURE

La plupart des animaux interstitiels ingèrent les micro-organismes et les micro-particules nutritives en suspension dans l'eau interstitielle. Le contenu digestif des Isopodes interstitiels semble montrer que ce sont aussi des animaux microphages, absorbant les matières organiques qui floculent au contact de la

Source : MNHN, Paris

zone de déferlement, là où les vagues percolent à travers le sable. Parfois, nous trouvons dans l'intestin de *Microcharon marinus* des fragments appartenant probablement à des diatomées. Quant aux espèces dulçaquicoles, leur tube digestif est bourré de ce limon rouge brique qui abonde dans les prélèvements et qui contient sans doute des matières organiques et des bactéries.

12. REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT

Nous abordons longuement ce sujet dans le chapitre suivant ; et nous constatons combien les genres *Microcharon* et *Angeliera* sont étroitement marqués par une adaptation poussée à ce milieu si particulier.

CONCLUSION

Nous avons évoqué de nombreux traits morphologiques, ainsi que des réactions de comportement qu'impliquent pour les Isopodes souterrains les conditions si particulières de la vie interstitielle. Ainsi, ces animaux, petits, longs et étroits, dépourvus d'yeux et fragiles, courent-ils dans les interstices avec agilité, sous l'étroite dépendance d'un thigmotactisme accentué. Ils peuvent supporter d'importantes variations de température et de salinité. Ils semblent se nourrir de micro-éléments qui précipitent au contact de la zone de déferlement des vagues, ou qui abondent dans le limon phréatique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

LE GENRE *MICROCHARON*, ÉTUDE BIOLOGIQUE

A. — MICROCHARON MARINUS, FORME LITTORALE

Microcharon marinus vit dans les sables relativement grossiers des plages méditerranéennes ; il fréquente exclusivement l'eau saumâtre de la marge littorale.

1. ÉLEVAGES

L'élevage de *M. marinus* s'avère très délicat. De nombreuses méthodes ont été tentées, soit en eau saumâtre courante, à salinité semblable à celle du milieu au moment de la récolte, filtrant à travers un grand bac de sable provenant de la station à *M. marinus*, soit en petits cristallisoirs de 5 cm de diamètre, remplis d'eau interstitielle provenant du prélèvement et dont le fond est garni d'une mince couche de sable, de teinte foncée de préférence, afin de permettre une observation plus aisée. Dans ce dernier cas, l'eau est renouvelée lors de chaque récolte, et nous ajoutons une petite quantité de cette matière limoneuse qui précipite au fond du prélèvement. En l'absence de ce limon argileux, l'élevage ne tarde pas à péricliter. Il semble que ces matières en suspension dans l'eau interstitielle soient nécessaires à la survie de l'animal : elles possèdent probablement une certaine valeur nutritive ; elles empêchent aussi la formation de moisissures. Chaque petit cristallisoir est muni d'un couvercle ou recouvert d'un entonnoir retourné, obturé par du coton (cette dernière technique utilisée et conseillée par R. Rouch). Les animaux des élevages installés dans une chambre à température réglable, ou bien placés à une température voisine de 14 °C se maintiennent aussi bien les uns que les autres. Nous avons pu ainsi conserver des animaux vivants une année en élevage, et faire un certain nombre d'observations sur le vivant. Aucune ponte n'a pu être obtenue. Par contre, les stades jeunes mis en élevage se développent normalement. Ainsi par exemple, plusieurs jeunes de stade I récoltés le 10 octobre 1966 ont donné, courant novembre, des jeunes de stade II mâles et femelles, qui ont mué en jeunes de stade III vers la mi-décembre ; les 25-26 janvier 1967, soit un peu plus de trois mois après, une jeune femelle mesure 1,070 mm. Le 10 mai 1967, un mâle de petite taille (1,084 mm) meurt, les vésicules séminales bourrées de spermatozoïdes. Ces résultats ne sont pas incompatibles avec ceux du domaine naturel comme nous le verrons ci-dessous.

2. REPRODUCTION

Jusqu'à ce jour, les Isopodes interstitiels ont donné lieu essentiellement à des travaux de systématique. Les recherches consacrées à leur biologie et à leur reproduction sont rares sinon nulles. Nous en sommes réduits à quelques renseignements fragmentaires et quelques détails parcimonieux épars, çà et là, dans les diagnoses.

a) Rappel des caractères morphologiques du genre Microcharon Karaman.

Le genre *Microcharon* appartient au sous-ordre des Asellotes et au groupe des *Parasellidae*. Le statut de la petite famille des *Microparasellidae* Karaman dans laquelle *Microcharon* prend place aux côtés des genres *Microparasellus* Karam., *Angeliera* Chappuis et Delamare et *Paracharon* Coineau, est encore actuellement controversé.

Microcharon adulte n'atteint qu'une petite taille (1,02 à 1,58 mm), mais il est 10 à 13 fois plus long que large. Son corps, à faible grossissement, présente l'allure d'un bâtonnet translucide ; les bords latéraux sont en effet parallèles. La section offre l'aspect d'un ovale régulier dont le petit axe est à peine plus petit que le grand. Le céphalon, court, ne se prolonge pas par un rostre, mais son bord antérieur dessine une marge légèrement convexe dans la zone médiane, et un peu concave

Source : MNHN, Paris

de part et d'autre. L'absence des yeux est constante chez *Microcharon* comme chez tous les *Microparasellidae*. Les antennules sont relativement courtes et se composent de 5 ou 6 articles, dont le second possède une tige pennée plus ou moins longue insérée sur un tubercule. Les antennes, beaucoup plus longues, offrent un pédoncule muni d'un diverticule squamiforme et d'un fouet de 7 à 10 articles. Les mandibules, basées sur le schéma classique aux Isopodes *Parasellidae* possèdent une *pars molaris* conique très caractéristique et un palpe de 3 articles. Les maxilles I se composent de 2 endites terminés par des épines nombreuses à l'endite externe ; les 3 endites des maxilles II sont armés de longues épines distales. Les maxillipèdes offrent 2 crochets au bord interne de l'endite, un palpe de 5 articles dont les 3 premiers sont fortement renflés, et un épipodite très long et étroit.

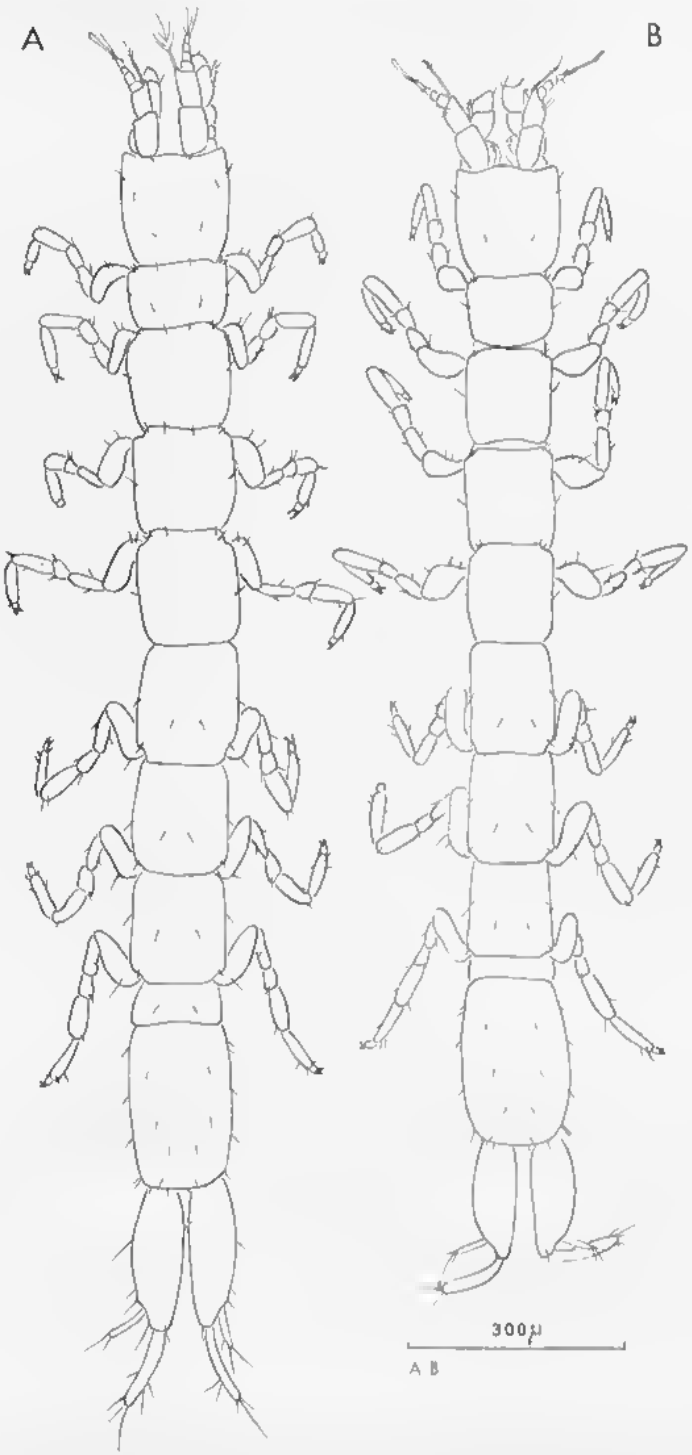


Fig. 8. — *Microcharon marinus* adulte. A, la femelle ; B, le mâle.

Source : MNHN, Paris

Le péréion comprend 7 segments un peu plus longs que larges, excepté le premier qui demeure plus large que long. Les bords de ces segments, parallèles ou subparallèles, donnent à l'animal son aspect baciliforme. Chaque péréionite est un rectangle plus ou moins grossier dont les quatre premiers sont amputés de leurs deux angles antérieurs par une échancrure oblique ou perpendiculaire au bord rostral et au bord latéral ; une petite échancrure analogue supprime les deux angles postérieurs des trois péréionites postérieurs. Ces échancrures déterminent en quelque sorte un large lobe rostral pour les segments antérieurs, et caudal pour les segments postérieurs.

Les péréiopodes s'insèrent latéro-dorsalement au niveau de ces échancrures, c'est-à-dire dans la région antérieure de chaque segment pour les péréiopodes 1, 2, 3 et dans la région postérieure des segments suivants pour les péréiopodes 5, 6 et 7 ; le péréiopode 4 s'insère un peu au-dessous de l'échancrure. La première paire de péréiopodes n'est pas préhensile. Les suivants augmentent de taille de l'avant vers l'arrière. Tous sont identiques, relativement longs et plus ou moins grêles, servant à la progression de l'animal qui s'aggrippe aux grains de sable ; ils se terminent par deux griffes. Les quatre premières paires dirigées vers l'avant, tirent l'animal ; les trois dernières, dirigées vers l'arrière, le poussent.

Le péréion ne comporte qu'un très court segment libre ; les suivants sont soudés au telson, formant le pléotelson. Ce dernier est le plus large et le plus long segment du corps et adopte un contour soit rectangulaire (formes marines et saumâtres surtout) soit pentagonal plus ou moins arrondi en son extrémité (formes dulçaquicoles).

La première paire de pléopodes manque chez la femelle ; la seconde paire est fusionnée en une seule lamelle, l'opercule qui recouvre les pléopodes suivants. Chez le mâle, les pléopodes I sont longuement coalescents : à la partie basale élargie fait suite une région distale longue et étroite, dont les angles distaux externes ne sont jamais étirés vers l'extérieur ; les pléopodes II sont différenciés en appendices copulateurs comprenant un large sympode, un exopodite très court et un endopodite recourbé sur lui-même, terminé le plus souvent par une longue pointe aciculée. La morphologie de ces deux paires de pléopodes fournit de bons critères utilisés en systématique, comme chez bon nombre de *Parasellidae*. Les pléopodes III sont biramés : la rame interne foliacée se compose d'un seul article qui porte de longues soies pennées chez les espèces marines uniquement ; la rame externe, digitiforme, en compte deux. Les pléopodes IV sont uniramés, par suite de la disparition de l'exopodite. Les pléopodes V font défaut. On attribue en général un rôle respiratoire à l'endopodite des pléopodes III et IV. Les uropodes, presque toujours énormes par rapport au reste de l'animal, atteignent des proportions remarquables : leur longueur totale (sympode plus endopodite) est surtout égale à presque deux fois celle du pléotelson, et leur largeur à la moitié environ de celle du pléotelson. Ces appendices terminaux monstrueux donnent au genre *Microcharon* son habitus si particulier.

A la lumière des récentes descriptions de *Microcharon* de différentes régions, il ressort que les principaux critères servant de base en systématique sont les suivants :

— proportions relatives des segments du corps, et en particulier, celles du pléotelson ;
— antennes 1 : nombre d'articles et longueur de la soie pennée apicale de l'article 2 ;
— ornementation distale de l'endite du maxillipède et de son palpe ;
— morphologie et chétotaxie du pléopode I mâle, des pléopode II mâle et femelle, et du pléopode III ;
— uropode : longueur et largeur relatives des sympodes, exo et endopodites.

b) L'adulte de *M. marinus* (fig. 8).

La diagnose originale de l'espèce a été donnée en 1954 par Chappuis et Delamare Deboutteville, puis reprise en 1960 par Delamare Deboutteville, et enfin complétée en 1962 (Coineau). Rappelons ci-dessous les traits distinctifs de l'espèce auxquels quelques détails supplémentaires sont ajoutés, afin de préciser les caractères et la terminologie employée au cours de ce travail.

L'animal mesure entre 1,02 et 1,59 mm. Le céphalon est à peine plus large que long. Tous les segments du péréion sont plus longs que larges, à l'exception du premier. Les échancrures des péréionites antérieurs sont perpendiculaires au bord rostral et au bord latéral ; elles entament les angles postérieurs des péréionites postérieurs (fig. 8 et 17). Le pléotelson est le plus large segment du corps ; il est grossièrement rectangulaire, sa largeur atteignant environ les 2/3 de sa longueur. La chétotaxie complète de chaque segment du corps est indiquée avec précision. La nomenclature proposée ici (fig. 9 et 17) est le résultat de nombreuses observations portant sur différentes espèces marines, saumâtres et dulçaquicoles. Elle se base sur le système d'orientation et de nomenclature rationnelle et pratique proposé par Racovitza (1922). Elle facilitera l'exposé du développement post-embryonnaire, et permettra ultérieurement des comparaisons entre espèces, et au sein de lignées homogènes. Car, si ces données traduisent un certain niveau d'évolution actuel pour une espèce considérée, il conviendra ensuite d'essayer d'étudier l'ensemble des espèces connues d'un point de vue évolutif.

Les antennes 1 possèdent 6 articles, comme les espèces d'eau douce (fig. 19, D). La longue soie pennée apicale de l'article 2 insérée sur une apophyse dépasse l'extrémité de l'antenne. Sur l'article 4 s'insère un bâtonnet hyalin distal ; un bâtonnet plus long est issu du dernier article, ainsi qu'une tige pennée et 4 soies ordinaires. Les antennes II, rarement intactes, se composent d'une hampe de 6 articles dont le troisième porte une écaille, et d'un fouet de 7 ou 8 articles (le plus souvent 8).

Pars incisiva et *lacinia mobilis* de la mandibule sont tétradentées ; la *pars molaris* se présente sous l'aspect d'une apophyse conique munie de 3 soies. Le palpe, triarticulé, offre un article distal pourvu de 4 épines de plus en plus longues de la base vers le sommet (fig. 20, H).

L'endite des maxillipèdes, marqué de deux crochets à son bord interne, dépasse le second article du palpe, et se distingue par son bord distal festonné, chacun des cinq festons portant une courte épine. La chétotaxie du palpe, dont on verra que son état complet ou non servira à distinguer les différents stades post-embryonnaires, s'établit suivant la formule (1,1 – 2,0 – 3,1 – 5 – 7) : chacun des deux chiffres inscrits entre deux tirets indique la chétotaxie d'un segment ; le premier chiffre dénombre le nombre de soies du côté interne, le second celui des soies du côté externe.

Les péréiopodes s'insèrent dorsolatéralement. La terminologie de Racovitza, peu suivie en général, sert de base aux termes descriptifs employés ici. Le basis est très élargi en son milieu, chez cette espèce. L'ischion présente à tous les péréiopodes une épine médiane recourbée sur la crête tergale, et une soie opposée (sur la crête sternale). Le méros offre une forte épine à l'angle tergal, et deux soies opposées à l'angle sternal. Le carpe, large, est muni d'une tige pennée et d'une soie subdistales sur la crête tergale (une seule soie à P 1) et d'une courte épine aux 2/3 de la crête sternale (excepté P 1 qui porte une soie à ce niveau). Le propode, long et mince, est garni d'une épine à son bord sternal, et d'une épine distale (l'épine sternale n'existe pas sur P 1) ; le bord rostral porte deux soies au 1/4 distal. Le dactyle, court, se termine par deux griffes, la griffe principale (l'ongle primitif) étant un peu plus développée que l'autre. Le premier péréiopode est le plus court. Les suivants augmentent de taille de l'avant vers l'arrière. P 7 n'est que rarement plus grand que P 6, mais toujours plus grand que P 5. Le plus souvent, P 6 et P 7 ont la même longueur (mâles et femelles de grande taille, femelles ovigères).

Source : MNHN, Paris

Le pléotelson est le plus long et le plus large segment du corps. Sa largeur est égale, en moyenne, aux 3/5 de sa longueur. La chétotaxie très précise est indiquée sur la figure 9 ; notons en particulier la présence de deux tiges pennées dorsales subterminales, constantes chez toutes les espèces que nous avons étudiées, ainsi que les quatre soies caudales.

Le pléopode II femelle, plus long que large, comple deux soies distales. Les pléopodes I mâles se distinguent par leur extrémité régulièrement arrondie, sur laquelle prennent naissance deux soies apicales et deux soies subapicales. Au 1/4 terminal s'insèrent deux longues soies, puis une soie isolée. Le pléopode II mâle présente un sympode à peu près rectangulaire au coin interne légèrement étiré vers la région caudale ; la pointe de l'endopodite dépasse de peu le sympode.

Les uropodes sont particulièrement bien développés. La largeur du sympode équivaut à la moitié de celle du pléotelson, et la longueur totale (sympode plus endopodite), dépasse de beaucoup celle du pléotelson. L'exopodite est égal à la moitié de l'endopodite, tandis que la longueur de l'endopodite atteint à peine les 2/3 de celle du sympode.

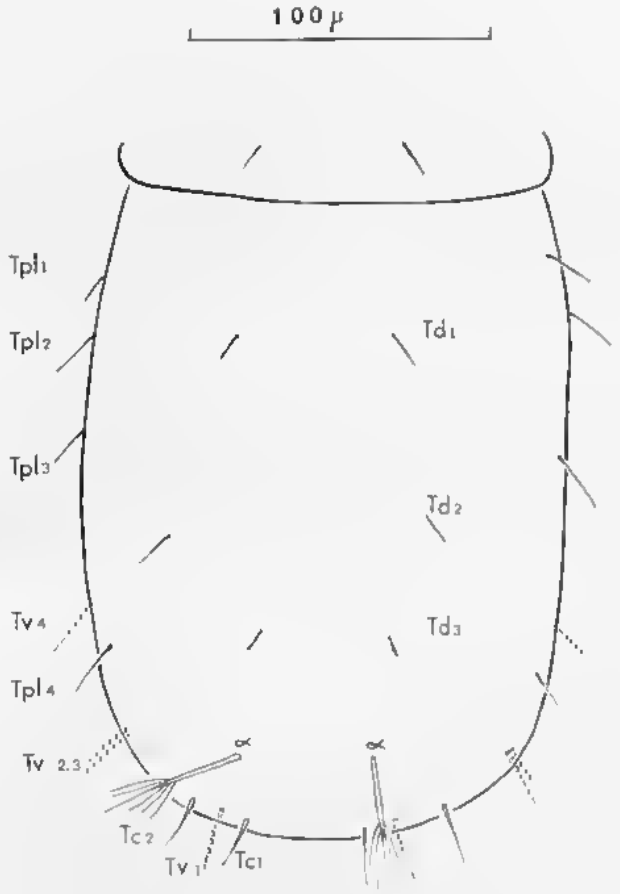


Fig. 9. — *Microcharon marinus*, chétotaxie du pléotelson de l'adulte. Td1, Td2, Td3 : soies dorsales 1, 2 et 3 ; Tpl1, Tpl2, Tpl3, Tpl4 : soies pleurales 1, 2, 3 et 4 ; Tv1, Tv2, Tv3, Tv4 : soies ventrales 1, 2, 3 et 4 ; Tc1, Tc2 : soies caudales 1 et 2 ; α, soie pennée dorsale subterminale.

c) Dimorphisme, caractères sexuels primaires et secondaires.

Les caractères sexuels chez les Isopodes sont nombreux. Certains d'entre eux interviennent pendant l'accouplement ou au cours du développement ; ils sont en rapport direct avec la reproduction : il s'agit dans ce cas de caractères sexuels primaires. D'autres n'ont aucune relation, directe du moins, avec la reproduction : ce sont les véritables caractères sexuels secondaires au sens de A. Vandel, et, d'après Kammerer, ces derniers sont comparables aux autres caractères spécifiques.

Caractères sexuels secondaires.

Taille. — Le mâle de *M. marinus* est nettement plus petit que la femelle. Sa taille oscille entre 1,02 et 1,3 mm (moyenne : 1,14 mm) ; celle de la femelle varie de 1,13 à 1,59 mm (moyenne : 1,33 mm) (fig. 8). Proportionnellement, l'étroitesse du corps du mâle lui donne un aspect plus gracile et moins massif que la femelle (107 µ, contre 125 µ en moyenne) ; et, un observateur attentif pourrait ainsi reconnaître d'emblée mâles et femelles dans un prélèvement. Le corps de la femelle est plus épais, moins aplati, surtout dans la région antérieure du péréion qui correspond à la zone des ovaires.

Source : MNHN, Paris

Mandibules. — Le palpe de la mandibule mâle présente à l'ultime article, les quatre épines habituelles communes aux deux sexes, et une courte épine supplémentaire (Coineau, 1962).

Quant aux différences sexuelles qui se voient sur les antennes I du mâle de certaines espèces de *Microcharon*, comme nous le verrons ci-dessous, elles sont nulles chez *M. marinus*.

Caractères sexuels primaires.

— *Caractères sexuels primaires permanents.*

Ce sont les organes qui participent à l'accouplement. *M. marinus* mâle, comme les autres espèces du genre, possède deux courts pénis qui sont figurés pour la première fois dans le genre en 1969 (Coineau, sous presse). Ce sont deux minuscules apophyses au niveau desquelles aboutissent les deux canaux déférents, situées dans la zone médiane et caudale du septième sternite thoracique (fig. 10).

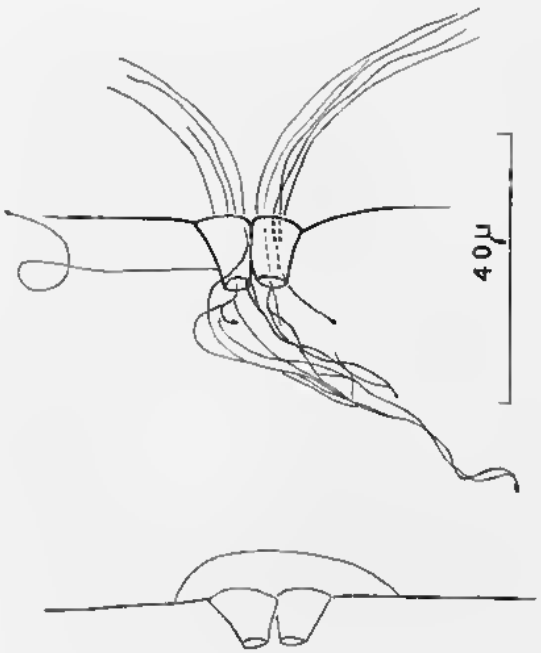


Fig. 10. — *M. marinus*, papilles génitales mâles. On distingue, en haut, les spermatozoïdes qui sortent par l'orifice des deux pénis.

La différenciation des deux premières paires de pléopodes en appendices copulateurs est un fait très général chez les Isopodes mâles. Les pléopodes I, ici, sont coalescents au niveau de leur base élargie, puis étroitement accolés jusque vers la zone subdistale ; on peut remarquer, à partir de ce niveau, une rainure située du côté interne, qui descend dans la zone médiane de chaque partie terminale libre des pléopodes ; elle passe entre les soies apicales et les soies subterminales, et aboutit dans la région distale externe. Dans ces deux rainures s'engage la pointe acérée de l'endopodite des pléopodes II (fig. 29, C).

Les pléopodes II (fig. 29, F) représentent l'appareil copulateur proprement dit, et servent à l'introduction du sperme dans les voies génitales de la femelle. Dans ce but, l'endopodite recourbé sur lui-même se termine par une longue pointe, très acérée chez *M. marinus*, et munie d'un canal le long duquel descend le sperme. Il s'agit d'ailleurs là du dispositif classique des *Parasellidae*. Ces différenciations sont en général décrites minutieusement dans les diagnoses des différentes espèces, et fournissent de bons critères en systématique.

Aucune modification sexuelle n'intéresse les péréiopodes mâles de *M. marinus*, contrairement à ce qui a lieu chez bien des genres de la famille des *Janiridae* ainsi que chez de nombreux autres Isopodes. Il n'existe donc pas de pince préhensile destinée au maintien de la femelle pendant l'accouplement.

Chez la femelle, les pléopodes II forment une pièce unique garnie de deux soies distales, qui n'intervient probablement pas au cours de l'accouplement ou pendant la période de reproduction.

Source : MNHN, Paris

— *Caractères sexuels temporaires chez la femelle : oostégites, marsupium.*

Peu d'auteurs donnent des informations concernant la femelle gestante des *Microparasellidae*. Karaman, en 1940, donne une figure de la femelle incubante de *M. latus*, et mentionne qu'elle porte deux œufs dans la chambre incubatrice formée par trois paires d'oostégites ; il décrit sommairement la position de chacun des oostégites l'un par rapport à l'autre. Spooner indique seulement la présence de deux œufs dans la chambre marsupiale de *M. harrisi* ovigère. Delamare Deboutteville (1960) remarque que les oostégites de *Angeliera phreaticola* « apparaissent d'un seul coup et disparaissent également en une seule mue ». Ce sont là toutes les indications que nous possédons au sujet des oostégites et du marsupium des *Microparasellidae*.

On attribue généralement aux lames incubatrices, ou oostégites, la valeur d'épipodites des coxa. Leur nombre et leur forme varient suivant les familles d'Isopodes considérées. Cinq paires semble être le nombre le plus fréquent.

Chez *M. marinus*, on trouve seulement trois paires d'oostégites adjointes à la coxa des périopodes 2, 3 et 4. Ce sont de fines lamelles entièrement transparentes. On n'y distingue ni « nervure » (ou rachis), ni axe chitineux. Selon Van Emden (1922), chaque lame marsupiale est une évagination lamelleuse de l'hypoderme, sécrétant de la chitine vers l'extérieur. Chaque oostégite est donc formé de deux feuillets, l'un supérieur, l'autre inférieur, entre lesquels la partie vivante mésenchymateuse dégénère progressivement. Chez de nombreux Isopodes, elle ne persiste que dans une ou deux zones longitudinales, soutenues par des axes chitineux. Chez *M. marinus*, la base de chaque oostégite est occupée par une zone non transparente, peu étendue en surface, à proximité du point d'attache sur la coxa. Il est probable que nous sommes là en présence du vestige de ce mésenchyme vivant dont la dégénérescence, poussée à l'extrême, ne laisse même pas de nervure ou de baguette de soutien chitineuse. Les oostégites de toutes les femelles observées à de rares exceptions près, se présentent sous l'aspect de mince lamelle chitineuse absolument transparente sur toute leur surface, sauf au niveau de cette infime zone d'attache. Il arrive parfois, mais rarement, que tous les oostégites soient plus épaissis, gonflés même, et non transparents. Il s'agit sans doute d'oostégites venant de s'épanouir, avec la partie mésenchymateuse non encore régressée. Ils apparaissent en une seule mue, vraisemblablement la mue qui précède la ponte (la mue parturiale des auteurs allemands), avec leur complet développement. Il n'existe pas, chez cette espèce, de « stade préparatoire », suivant l'expression de Wolff, c'est-à-dire de petites excroissances plus ou moins ovoïdes visibles à la base des péréiopodes 2, 3 et 4, qui précède l'entier déploiement des oostégites ; les femelles passent directement du stade sans oostégite au stade à oostégites pleinement développés. Parmi les *Parasellidae*, les femelles des espèces de diverses familles offrent tout d'abord des oostégites minuscules ; dans ce cas, deux mues sont donc nécessaires pour obtenir le plein développement des oostégites. Comme nous le verrons ci-dessous, le genre *Paracharon* présente un tel phénomène.

Le déterminisme de l'apparition des oostégites a été très discuté. L'épanouissement de ces organes se produit en général lors de la mue qui survient au moment même ou peu après l'accouplement et la fécondation. Il en résulte que certains auteurs, comme Schobl (1880) ont pu penser que le développement des oostégites (chez *Porcellio scaber*) dépend de la fécondation. Vennoeff (1920), s'oppose à cette opinion et observe et constate, au contraire, que les oostégites se développent tout à fait normalement sur des femelles vierges isolées d'*Oniscus murarius*. Vandel, en 1924, confirme par des expériences sur plusieurs Isopodes, l'indépendance complète entre le développement des oostégites et la fécondation. Il arrive même que les œufs soient pondus dans le marsupium chez des femelles vierges de *Trichoniscus (Spiloniscus) biformatus* isolées très jeunes. Dans ce cas, les œufs dégénèrent ensuite. Chez d'autres femelles d'Isopodes terrestres isolées jeunes, les oostégites sont apparus normalement, mais les œufs n'ont pas été pondus dans le marsupium. Vandel a pu déduire ainsi que le développement des oostégites des Isopodes semble lié à la maturation des œufs dans les ovaires, le cycle évolutif des oostégites correspondant exactement à celui des ovaires.

Rabaud (1926) constate un phénomène identique : « l'existence de ce sac ovigère (marsupium) semble liée à la maturation sexuelle », mais avec quelques réserves, car Haemmerli-Boveni, puis Leroux (1926) en détruisant les ovaires par le radium, n'empêchent pas la formation des oostégites.

Nous ne trouvons aucune allusion à ce problème dans la littérature qui se rapporte aux Parasellides. Wolff indique cependant l'existence de nombreuses femelles de différentes familles dotées d'un marsupium ne contenant pas d'œufs. S'agit-il de femelles dont les ovules seraient arrivés à maturation, mais non encore fécondés, ou non encore pondus ? ou bien s'agit-il d'individus malmenés à l'occasion des récoltes, qui auraient tout simplement perdu leurs œufs ? Cette dernière éventualité se produit très régulièrement au cours des prélèvements de *Microcharon marinus* : les femelles laissent

Source : MNHN, Paris

échapper leurs œufs que nous pouvons retrouver libres au fond du bocal. La partie antérieure du péréion, aplatie, ainsi que les ovaires devenus très transparents, attestent bien que la ponte a eu lieu.

Marsupium : description.

Les lames incubatrices, ou oostégites, circonscrivent une cavité appelée marsupium, et c'est à l'intérieur de cette poche que sont incubés les œufs.

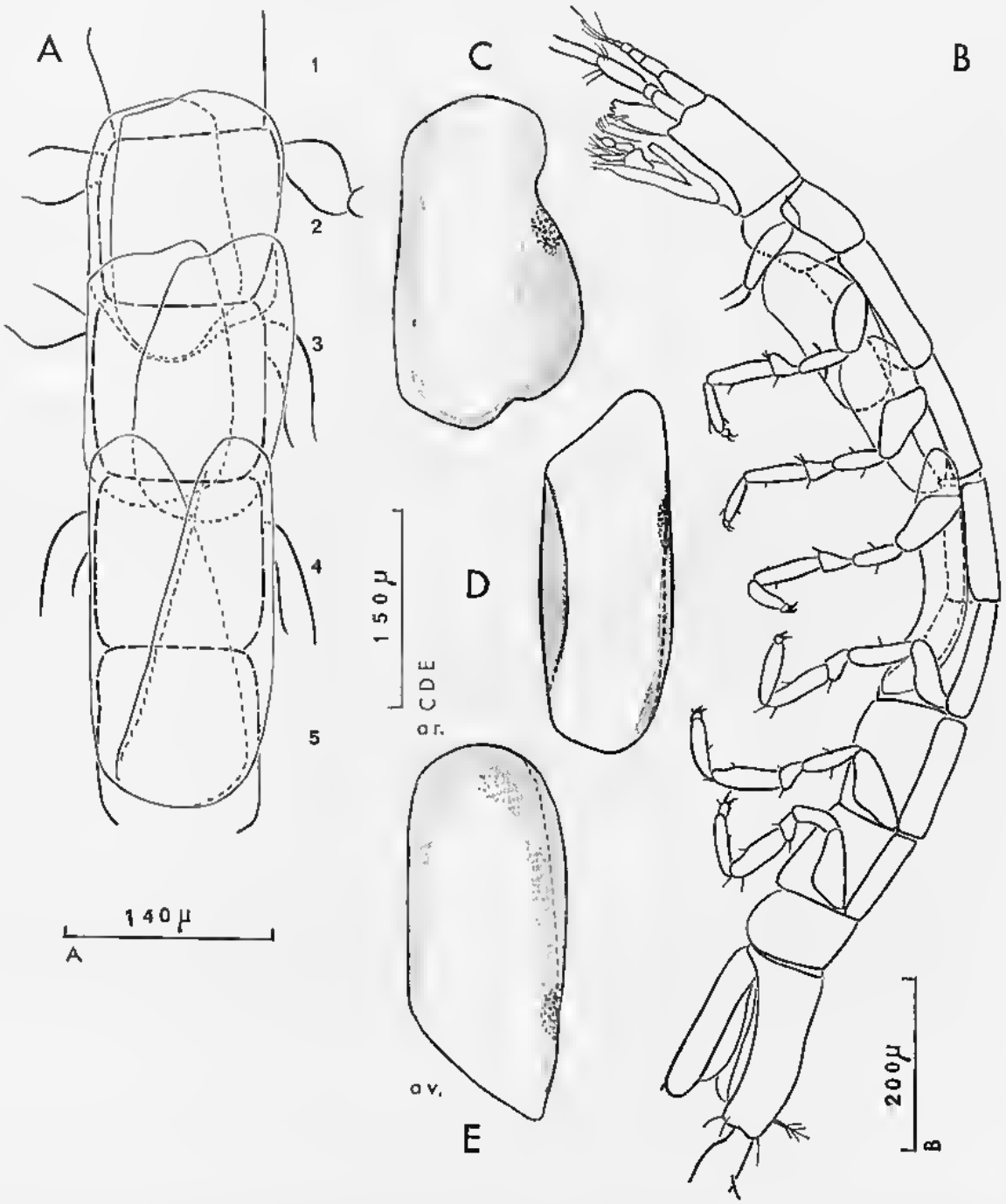


Fig. 11. — *M. marinus*. A, marsupium vide ; B, femelle ovigère dont les œufs ont été extraits du marsupium ; C, oostégite 1 ; D, oostégite 2 ; E, oostégite 3.

Source : MNHN, Paris

Le marsupium de *M. marinus* est délimité par trois paires de lames marsupiales issues de la coxa des péréiopodes 2, 3 et 4. Tous les oostégites sont bien développés, largement déployés, formant le plancher de la cavité marsupiale. Ils s'imbriquent d'avant en arrière « à la manière des tuiles d'un toit » (GRAVIER) ; la troisième paire recouvre la seconde sur 1/4 de sa surface environ, la seconde recouvre la première sur 1/3 de sa surface. Les plaques chevauchent également au niveau de la ligne médiane, sur presque la moitié de leur surface (fig. 11, A) ; elles sont régulièrement bombées vers l'extérieur. Elles délimitent donc une cavité close, dont l'étanchéité est encore augmentée par les plaques 1 arquées vers l'avant, qui viennent s'accoler à la limite de la zone renflée ventrale du premier péréionite, et par les plaques 3 qui descendent jusqu'au bord de la dépression ventrale du cinquième segment.

Chaque oostégite 1 s'étend sur toute la largeur du segment 2 tandis qu'il déborde sur les segments 1 et 2. Les deux organes symétriques se croisent sur les 2/3 de leur largeur, sont régulièrement arrondis vers l'avant, tandis que la marge caudale montre une zone concave. Les oostégites 2 sont un peu plus hauts que les précédents ; leur marge antérieure est marquée d'une zone concave ; la marge caudale reste régulièrement arrondie ; ils débordent sur 1/3 du péréionite 2 et sur 1/4 du péréionite 4 ; ils chevauchent sur 1/3 de leur surface. La troisième paire d'oostégites, beaucoup plus haute, présente des marges antérieure et postérieure arrondies ; leur largeur diminue d'arrière en avant, de sorte que les parties symétriques postérieures se recouvrent largement, tandis que les parties antérieures ne chevauchent plus ; ces plaques débordent sur 1/4 du péréionite 3, sur presque tout le péréionite 5, et viennent clore le marsupium vers l'arrière en s'appuyant sur le contrefort de la dépression qui creuse ce segment ventralement (fig. 11, B, C, D, E). Chacun des oostégites est finement soyeux sur une partie de sa surface.

Le recouvrement des oostégites droits par les oostégites gauches est l'agencement le plus fréquent, mais ne représente pas une règle absolue ; il arrive parfois que ce soit l'inverse.

La précédente description montre que nous sommes en présence d'un marsupium pleinement fonctionnel, à l'intérieur duquel les œufs et les embryons peuvent poursuivre tout leur développement.

Beaucoup de choses ont été écrites en ce qui concerne le rôle et la fonction des oostégites. Ils assurent la protection de la portée avant tout, et sur ce fait, la plupart des auteurs sont unanimes.

Cependant, pour RABAUD (1932), la protection que la chambre incubatrice procure aux œufs et aux embryons paraît bien illusoire, car « aux dangers qu'elle écarte, la vie en milieu clos en substitue assurément d'autres ». L'auteur reste également sceptique devant les explications que les chercheurs développent pour mettre en évidence le rôle protecteur de la cavité marsupiale : le battement de tous les oostégites, ou celui de la première paire d'oostégites seule, déterminant un courant d'eau dans le marsupium, le tassement des œufs et des embryons à l'intérieur de la cavité marsupiale, et le nombre infime de jeunes qui arrivent au terme de leur développement, ces dispositions et ces remarques ne sont, d'après RABAUD, que « le fruit d'un postulat accepté sans contrôle ».

Dans le cas précis de *M. marinus*, si les œufs étaient abandonnés par les femelles dans le milieu ambiant, bon nombre d'entre eux ne tarderaient sans doute pas à se trouver entraînés par le lent courant d'eau interstitielle, puis déposés ou coincés entre les grains de sable, là où le courant est peut-être plus lent, sinon nul. Le transport par la mère procure assurément à la couvée les conditions idéales du milieu lui-même (courant, oxygène dissous, salinité, etc.), ainsi qu'une protection (toute relative évidemment) contre les prédateurs éventuels. Le marsupium est clos, mais certes pas hermétique au milieu ambiant. Le battement de tous les oostégites est perceptible à fort grossissement à la loupe binoculaire ; la cavité incubatrice est sans doute ainsi parcourue par un courant d'eau respiratoire pour les jeunes en incubation ; il n'existe pas chez les femelles ovigères de cette espèce de modification secondaire des maxillipèdes (le « Wasserstrudelapparat » de VAN EMDEN chez les *Asellus aquaticus* par exemple, ou le « Putzapparat » de JANCKE), pas plus que d'oostégite très allongé, retourné vers l'arrière à l'intérieur de la poche marsupiale, comme on le rencontre chez *Jaera*.

Les oostégites, organes temporaires, disparaissent complètement en une mue après la libération des jeunes.

Aucun autre caractère sexuel temporaire ne se manifeste chez *M. marinus*, ni sur les maxillipèdes, ni sur les péréiopodes.

d) **Organes reproducteurs.**

On sait que les deux gonades mâles des Isopodes se composent de trois utricules chacune, représentant les testicules qui débouchent dans une vésicule séminale, à laquelle fait suite le canal déférent qui aboutit au pénis. Cette disposition se lit bien sur les coupes histologiques de *M. marinus*. Les deux vésicules séminales, renflées, bourrées de spermatozoïdes au moment de la reproduction, sont bien visibles par transparence, le long du tube digestif, au niveau des segments 6 et 7. Les canaux déférents,

Source : MNHN, Paris

deux fois coudés, remontent tout d'abord vers l'avant du segment 7, puis redescendent brusquement pour rejoindre les deux pénis situés au bord caudal ventral du péréionite 7. En période de maturité sexuelle, on peut voir souvent par transparence, les spermatozoïdes engagés dans les canaux déférents et même à demi libérés au niveau des apophyses génitales. La dissection et la dilacération de la vésicule séminale ont permis l'observation de spermatozoïdes libres ; ceux-ci sont très longs (160 μ) munis d'une longue hampe mince et flexueuse qui se détache d'une partie antérieure commune plus épaisse ; celle-ci se prolonge vers l'arrière sur une longueur égale à environ la moitié de celle de la hampe dont elle s'écarte (il s'agit sans doute de la lanière du spermatozoïde, si l'on se réfère aux travaux de Fain-Maurel) ; cette partie épaissie se prolonge vers l'avant par une zone effilée terminée par une partie antérieure minuscule et renflée. A l'intérieur même de la vésicule séminale, les spermatozoïdes sont associés en faisceaux, au niveau de la zone antérieure, et il est très difficile de les dissocier ; lorsqu'ils se présentent à la sortie des apophyses génitales, ils sont, au contraire, bien individualisés.

Chez la femelle, les ovaires sont également pairs. Ils s'étendent de part et d'autre du tube digestif, entre les péréionites 2 et 6. Les deux oviductes se détachent au niveau du 5e segment, mais nous ne sommes pas arrivée à préciser s'ils débouchent au niveau de la cinquiéme paire de péréiopodes, ni sur les coupes histologiques, ni sur les femelles montées et éclaircies entre lame et lamelle ; il est probable que c'est le cas comme pour les Isopodes en général. Les dimensions de l'ovaire sont très variables ; pendant la période d'hiver ou de repos sexuel, il est étroit et allongé, avec un calibre voisin de celui du tube digestif ; au contraire, durant la période d'activité sexuelle, les deux ovaires sont gonflés par les ovocytes murs, chargés en vitellus, emplissent presque toute la cavité thoracique, et donnent aux femelles prêtes à pondre, un aspect boursouflé très net et un manque de transparence qui n'affecte pas les jeunes femelles, ou les femelles venant de pondre.

e) **Accouplement. Ponte.**

Plusieurs auteurs (Van Emden, Jancke, Vandel, Forsmann, Daum, Bückle Ramirez) décrivent la copulation de différents Isopodes : *Asellus aquaticus*, Isopodes terrestres, *Jaera albifrons*, *Caecosphaeroma*, *Idothea viridis*, etc. Malheureusement, les élevages de *M. marinus* n'ont permis d'observer ni l'accouplement, ni la ponte. Comme chez les autres Isopodes, les pénis, trop peu consistants, ne sont pas les organes copulateurs. Le sperme évacué par les papilles génitales s'écoule le long du canal médian et longitudinal du pléopode I mâle : l'observation de ce phénomène a pu être renouvelée plusieurs fois sur des animaux morts particulièrement bien éclaircis. Le sperme ainsi transmis aux pléopodes II mâles est probablement introduit dans les oviductes femelles par les stylets des pléopodes II qui sont selon toute vraisemblance, les organes copulateurs. L'existence de réceptacles séminaux n'a pu être mise en évidence chez *M. marinus* sur les coupes histologiques ; comme nous le verrons ci-dessous, ils sont présents chez *Paracharon renaudae*, genre très proche. L'accouplement s'accomplit le plus souvent en quelques minutes, mais il peut durer aussi 3, 4 et même 8 jours (Jancke, Gravier). Le phénomène de la « chevauchée nuptiale » n'existe pas toujours chez les Isopodes (Isopodes terrestres par exemple, Vandel) ; par contre, Forsman décrit avec beaucoup de précision l'accouplement de *Jaera albifrons* accompagné du chevauchement de la femelle par le mâle :

L'accouplement débute par une « précopulation » au cours de laquelle le mâle s'installe sur le dos de la femelle en s'agrippant avec les péréiopodes 4 et 5, ou seulement avec les péréiopodes 5 ; les autres péréiopodes sont dirigés vers le haut, tandis que les antennes tambourinent le dos de la femelle ; les deux animaux sont disposés tête-bêche. Cette phase de précopulation peut durer quelques minutes ou bien des heures. La copulation proprement dite survient ensuite : le mâle se déplace légèrement par rapport à la femelle de façon à ce que la partie postérieure de son corps soit latérale et à la gauche de la femelle ; il rabat « l'opercule » (pléopode I) vers le bas de sorte que celui-ci forme un angle droit avec son corps, et la moitié droite de l'opercule pénètre entre les segments 4 et 5 par le côté gauche de la femelle. Forsman a pu constater que dans la minute suivante, le réceptacle séminal gauche de la femelle était rempli de sperme, et que l'on voit souvent des femelles dont un seul réceptacle contient des spermatozoïdes... Dans ce cas, la pointe de l'opercule serait l'organe de transmission du sperme dans les conduits femelles d'après les observations et les déductions de Forsman.

L'accouplement semble se produire toujours au moment même ou juste après une mue de la femelle.

Forsman rapporte également que le premier accouplement peut avoir lieu bien avant la maturité sexuelle de la femelle : ainsi de jeunes femelles isolées au stade II du développement postembryonnaire (femelles juvéniles de l'auteur) ont pondu des œufs après la mue parturiale. D'autre part, la réserve de spermatozoïdes accumulés dans le réceptacle séminal d'une femelle qui vient de s'accoupler serait suffisante pour permettre plusieurs pontes sans qu'un nouvel accouplement soit nécessaire pendant la période de reproduction, mais en général, un nouvel accouplement a lieu avant chaque ponte.

Peu après la fécondation, la femelle mue ; la ponte suit cette « mue parturiale » qui amène toujours l'épanouissement des organes de soins donnés à la progéniture (oostégites...) et le dépôt des œufs dans le marsupium. Les deux sexes se séparent soit avant, soit au moment de la mue, soit juste après le dépôt des œufs (van Emden, Forsman, Daum). Ce dernier cas fit croire à Sars que la fécondation était externe, lors de l'entrée des œufs dans le marsupium (on pense généralement que celle-ci se produit dans l'ovaire, ou bien au moment du passage des ovocytes mûrs au niveau des réceptacles séminaux).

Source : MNHN, Paris

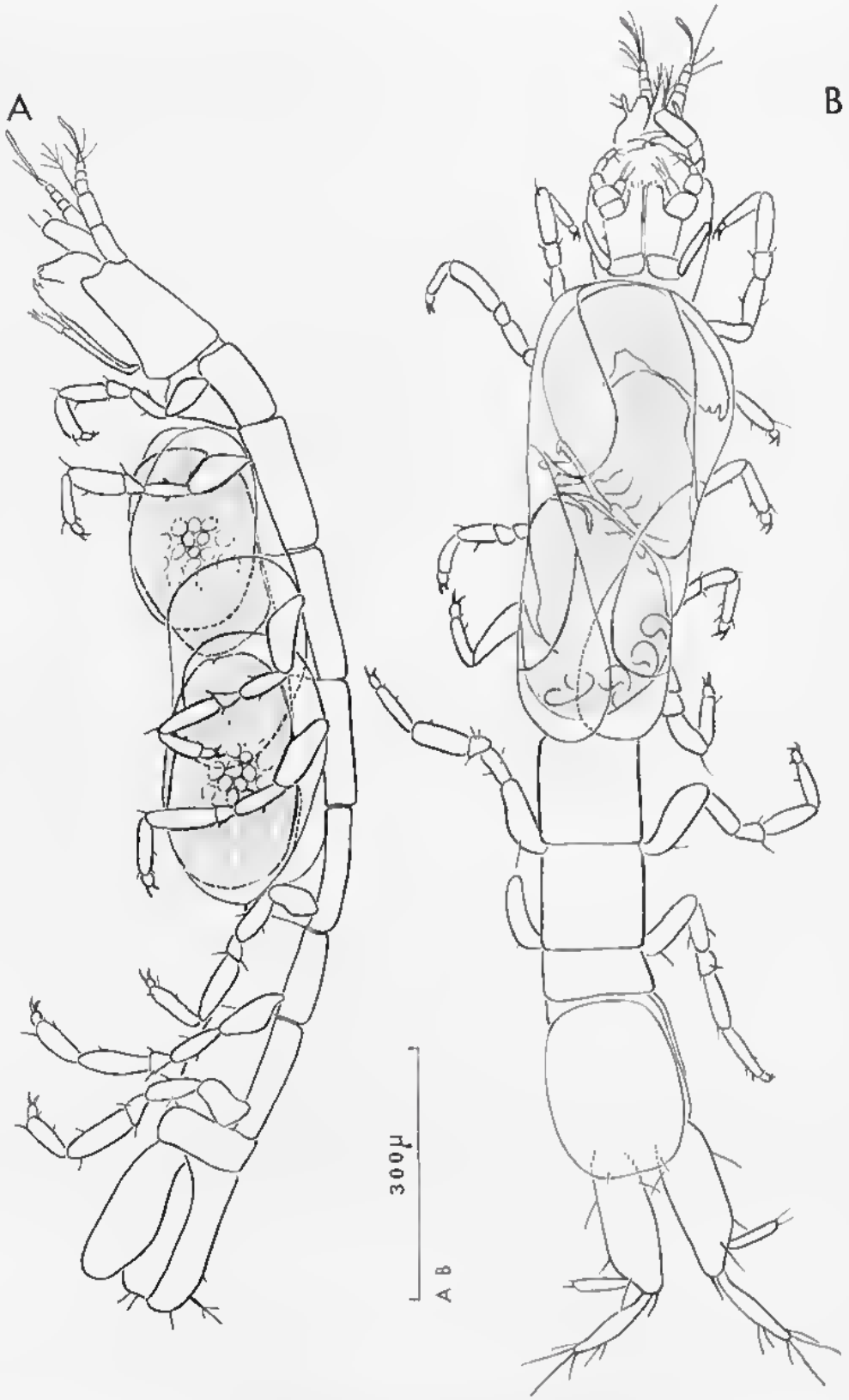


Fig. 12. — *M. Marinus*. A, femelle ovigère vue de profil (antennes II et uropodes supprimés) ; B, femelle ovigère en face ventrale, avec deux embryons au stade E.

Source : MNHN, Paris

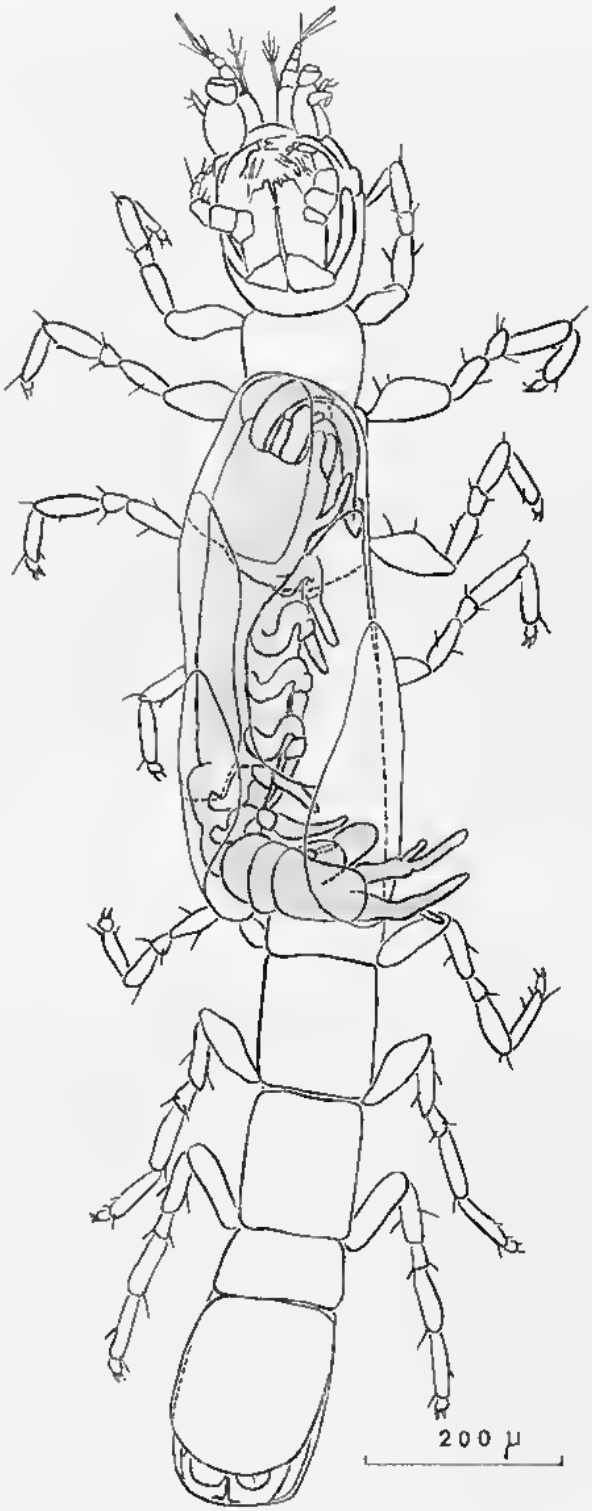


FIG. 13. — *M. marinus*. Femelle incubant un embryon de stade très avancé.

1) Femelle incubatrice

La femelle qui vient de déposer ses œufs dans le marsupium offre un profil tout à fait remarquable qui la distingue d'emblée de la femelle non reproductrice : ses segments thoraciques 2, 3, 4

Source : MNHN, Paris

et 5 sont fortement déprimés ventralement (fig. 11, B). Le premier péréionite montre au contraire un renflement au premier 1/3 de sa longueur, suivi d'une dépression. La dépression affecte le cinquième segment sur presque toute sa longueur, puis le calibre de ce péréionite redevient normal très près de sa limite caudale. Ainsi, une coupe transversale de la zone antérieure du corps d'une femelle gestante prend l'aspect d'un croissant dont la partie convexe est dorsale, et la partie concave ventrale. Une coupe transversale d'une femelle non reproductrice, pratiquée au même niveau, donne un contour oval régulier, les faces ventrale et dorsale étant convexes. Cette dépression qui creuse la face ventrale des segments 1, 2, 3, 4 et 5 est sans nul doute provoquée par l'évacuation des œufs hors des ovaires, c'est-à-dire par la ponte. En effet, la même zone antérieure d'une femelle prête à pondre, renflée et opaque, offre un contraste frappant avec celle de la femelle ovigère : cette zone devient transparente chez la femelle ovigère. La première paire de lamelles marsupiales vient s'appliquer contre le bourrelet du premier segment, tandis que la dernière paire descend jusqu'à la limite inférieure de la dépression fig. 11, A).

La femelle gestante de *M. marinus* ne se distingue pas par sa taille supérieure à la taille normale, comme c'est souvent le cas. La plus petite femelle ovigère rencontrée à Argelès mesure 1,12 mm, la plus grande 1,45 mm. La taille de la grande majorité des femelles reproductrices se situe entre 1,20 et 1,34 mm.

Si l'on observe attentivement une femelle incubatrice déambuler entre les grains de sable, à fort grossissement, il est possible de percevoir un faible battement des oostégites temporaire, peut-être dû aux mouvements rythmiques d'étirement qu'exécute la femelle. Les pléopodes battent rapidement de façon permanente ; le jeu combiné des deux phénomènes favorise probablement le passage d'un courant d'eau à l'intérieur du marsupium, ainsi que l'aération et le brassage de la portée.

M. marinus pond deux œufs, ce nombre étant constant, que la femelle soit de taille forte ou petite. Le nombre d'œufs par portée est donc très réduit : nous sommes là en présence d'un des principaux traits adaptatifs qui caractérisent les animaux interstitiels. Les oostégites maintiennent ces deux œufs à l'intérieur de la cavité incubatrice. Mais à l'occasion des prélèvements et au cours des transports cahotants, la femelle bousculée peut abandonner ses deux œufs ou un seul d'entre eux ; il est possible de retrouver ceux-ci, libres, au fond du récipient. Au fur et à mesure que progresse la gestation, la chambre incubatrice devient trop petite pour contenir les deux embryons dont la taille augmente : les lamelles marsupiales se disjoignent donc progressivement.

g) **Œufs.**

La portée de *M. marinus* comporte donc deux œufs seulement, cette réduction du nombre d'œufs par rapport aux formes épigées les plus voisines étant une des caractéristiques des animaux interstitiels ; nous tiendrons compte de ce phénomène plus longuement dans le chapitre ayant trait aux comparaisons des Isopodes souterrains et des Isopodes non souterrains.

Chacun des œufs adopte un contour grossièrement rectangulaire aux angles arrondis ; leur longueur varie entre 222 µ et 271 µ, leur largeur entre 143 µ et 173 µ. La taille moyenne la plus fréquente correspond aux valeurs suivantes : 248-252 µ/148-160 µ. La dimension des œufs ne semble pas être en relation avec la taille des femelles. Nous avons effectué de nombreuses mesures des dimensions des œufs par rapport à la taille des femelles afin d'essayer de montrer la corrélation possible liant la taille des œufs à celle de la mère ; cette étude s'est révélée négative. La disposition des œufs est constante : ils sont placés l'un au-dessus de l'autre, les faces les plus petites étant adjacentes (fig. 12, A). Les œufs de *M. marinus*, relativement gros, sont riches en vitellus. Ceci n'est d'ailleurs que l'incidence d'un phénomène très général. « La taille et le nombre des œufs contenus dans une ponte varient parallèlement, et en sens inverse » (Vandel, 1925). Par ailleurs, Delamare Deboutteville (1960) et Vandel (1964) mentionnent la taille élevée des œufs des animaux interstitiels et souterrains.

Nous verrons ci-dessous que les deux œufs de la ponte de *M. marinus* ne parviennent pas au terme de leur développement.

3. DÉVELOPPEMENT

L'étude du développement des Isopodes interstitiels n'a pas été abordée jusqu'à maintenant. Nous donnons ci-dessous différents points de ce développement, divisé en deux phases principales : la vie intramarsupiale et la vie extramarsupiale ou étape post-embryonnaire.

Source : MNHN, Paris

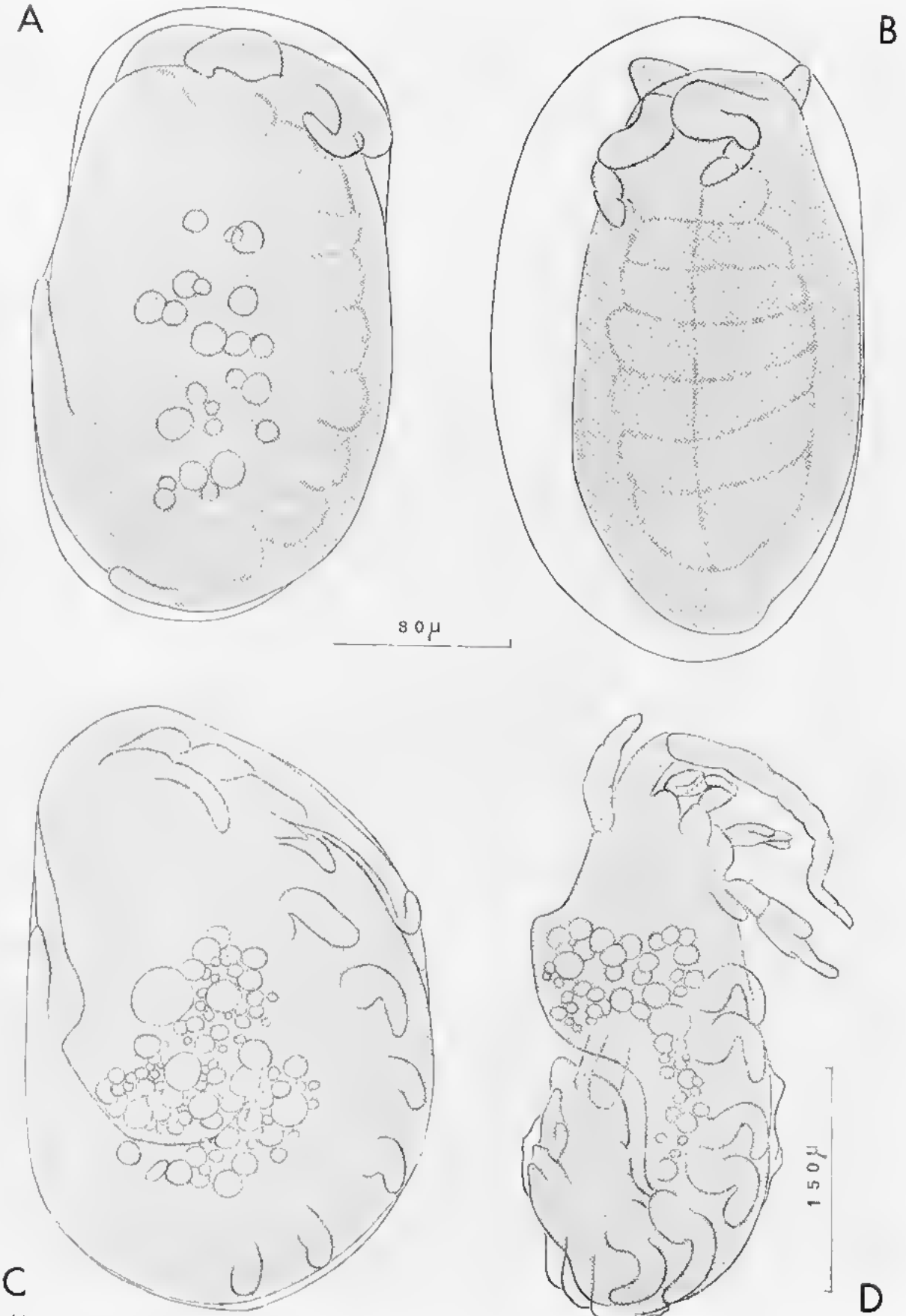


FIG. 14. — *M. marinus*. Développement intramarsupial : A, stade B, vue latérale ; B, même stade, vue ventrale ; C, stade C ; D, stade D.

Source : MNHN, Paris

a) **Incubation : développement intramarsupial.**

Le développement intramarsupial se divise généralement en deux périodes (Vernhoeff, Daum) : « la période embryonnaire » proprement dite qui couvre le temps du développement de l'œuf venant d'être pondu jusqu'à l'éclatement du chorion. Puis, débute la « période larvaire » durant laquelle l'embryon poursuit son développement après le rejet de la première cuticule embryonnaire, jusqu'à l'éclosion, c'est-à-dire la sortie du marsupium. Après l'éclosion survient le développement post-embryonnaire extramarsupial.

Période embryonnaire.

L'œuf qui vient d'être pondu offre une texture très fine et homogène. Il est entouré d'une première membrane, le chorion, de faible épaisseur (dont il est déjà pourvu à la sortie de l'oviducte, cette membrane étant probablement sécrétée par les cellules folliculaires qui entourent l'ovocyte dans l'ovaire, Leichmann, Strömberg). Une seconde membrane entoure la masse vitelline, la première cuticule embryonnaire. Ces deux enveloppes sont transparentes, alors que le vitellus paraît opaque. Progressivement, la matière vitelline devient hétérogène, chargée en gouttelettes huileuses fortement réfringentes.

Stade A. — Tandis que le vitellus, et en particulier les gouttelettes huileuses se groupent au centre de l'œuf en une masse opaque, un décollement du chorion se produit à chaque pôle, entraînant des zones transparentes périphériques entre le chorion et la partie interne de l'œuf intimement entourée par la première cuticule embryonnaire. En même temps apparaît la bande germinative, qui s'étend ventralement ; aucune segmentation n'est encore visible.

Stade B. — Des sillons s'individualisent de part et d'autre d'une gouttière médiane, déterminant des paires de segments bien visibles en vue latérale (fig. 14, B). On peut aussi distinguer la région qui deviendra le céphalon, à l'un des pôles, de celles qui seront le péréion et le pléotelson. Celui-ci se manifeste dorsalement par un repli qui l'isole de la future face dorsale du péréion. Au fur et à mesure que se poursuit la segmentation, on voit apparaître les antennes très tôt, et l'on peut distinguer le segment qui correspond à chaque paire d'appendices céphaliques et aux péréiopodes. On reconnaît très bien le type bilatéral. Jusqu'à ce stade, l'œuf conserve sa forme régulière quadrangulaire (fig. 14, A).

Stade C. — La forme de l'œuf change : l'un des pôles prend un contour régulièrement arrondi ; le pôle opposé devient oblongue, et l'ensemble de l'œuf acquiert une plus grande largeur. Les dimensions approximatives sont alors 283 µ/180 µ. Une invagination profonde fait apparaître une bosse dans laquelle se trouve refoulée une grande partie des réserves vitellines. Cette invagination sépare définitivement la zone céphalique et le péréion de la région postérieure du corps encore très peu différenciée par rapport à la région antérieure qui occupe une grande partie de l'œuf. Les antennes s'allongent, les ébauches des pièces buccales ainsi que celles des 6 paires de péréiopodes apparaissent, toutes dirigées vers l'arrière du corps. On ne peut encore repérer d'articles dans ces ébauches. C'est à ce moment que le chorion éclate, marquant la fin de la « période embryonnaire » (d'après différents auteurs, l'éclatement du chorion serait dû aux mouvements d'étirement de l'embryon).

Période larvaire.

Stade D. — Après la déchirure du chorion, l'embryon est à nouveau entouré de deux enveloppes, dont la plus externe représente la membrane vitelline (la première cuticule embryonnaire). On distingue encore des lambeaux du chorion accrochés par endroits sur l'embryon. Le vitellus se répartit dans la bosse dorsale maintenant très saillante, et le long de la zone qui correspond aux premiers segments thoraciques, dorsalement. Les ébauches se complètent ; celles des mandibules acquièrent l'ébauche du palpe ; on peut reconnaître tous les endites des maxilles I et II sous forme de manchons plus ou moins cylindriques, et l'ébauche du palpe des maxillipèdes. La première membrane embryonnaire des antennes et des antennules commence à se détacher de la seconde cuticule embryonnaire, formant un fourreau autour des antennes, dont on peut deviner les articles par les boursouflements qui les déforment. Les antennes sont repliées ventralement et recouvrent les pièces buccales. Les ébauches des péréiopodes grandissent, toujours arquées vers l'arrière. Les ébauches des pléopodes s'individualisent, ainsi que celles des uropodes. A ce stade, le jeune embryon mesure 515 µ environ. La courbure de l'embryon est encore très accentuée ; il conserve sa courbure primitive, enserré dans sa première cuticule embryonnaire qui l'entoure de toutes parts; les ébauches des uropodes ne sont donc pas encore séparées de la bosse vitelline dorsale. C'est à la fin de ce stade que les auteurs placent en général une mue embryonnaire qui libère l'embryon de la première membrane embryonnaire ;

Source : MNHN, Paris

l'embryon perd alors sa courbure primitive vers l'arrière (face ventrale fortement convexe) ; la courbure s'inverse : la face ventrale devient concave. Il est revêtu désormais de la seconde cuticule embryonnaire (fig. 14, D).

FIG. 15. — *M. marinus*. Embryons de stade E : A, face dorsale ; B, vue latérale ; C, détail de la région du pléotelson en vue ventrale ; D, extrémité antérieure en vue ventrale. E, embryon de stade F en vue latérale.

Source : MNHN, Paris

Stade E. — Le vitellus a entièrement régressé au niveau du péréion. Il se maintient dans la bosse dorsale devenue céphalique. L'embryon prend une forme voisine de la forme définitive ; les proportions changent, la tête devenant moins importante par rapport au reste du corps. La segmentation se poursuit, et délimite les articles des antennes I et II. En vue dorsale (fig. 15, A), on distingue encore nettement quelques segments originaux correspondant aux appendices céphaliques, et en particulier, une dépression juste au-dessus du niveau d'insertion des maxillipèdes indique encore le segment des maxillipèdes individualisé et non soudé à la tête à l'origine. La segmentation progresse ; celle des appendices antérieurs en premier lieu (fig. 15, D), puis celle des péréiopodes qui commencent à montrer des articulations. Les appendices postérieurs se segmentent les derniers (fig. 15, C) ; à ce stade, tous les appendices sont nettement reconnaissables, bien qu'à l'état d'ébauches. De faibles dépressions indiquent le début de la segmentation du péréion (fig. 15, B).

A ce stade, l'embryon mesure jusqu'à 579 µ. Le tube digestif commence à devenir visible aux deux extrémités du corps.

Stade F (fig. 15, E). — La substance vitelline est totalement résorbée, la bosse qui la contenait a donc disparu. Les sutures amorcées au stade précédent se complètent. Tous les appendices sont articulés. La deuxième cuticule embryonnaire est particulièrement bien visible à l'extrémité de tous les appendices où elle est repoussée et détachée de la surface des téguments par la croissance des soies et des griffes. Elle forme un manchon boursouflé autour de chaque appendice. Le tégument embryonnaire apparaît très nettement. L'intestin devient un tube ouvert par la réunion des deux sections antérieure et postérieure. A la fin de ce stade, l'embryon effectue une mue qui rejette la cuticule embryonnaire, et il naît un jeune dit de stade I, revêtu du tégument qui formera la première exuvie post-embryonnaire et qui s'échappe de la cavité marsupiale. C'est le début du développement post-embryonnaire.

Toutes les femelles portant un embryon de stade avancé (stade embryonnaire F) (fig. 13), ne transportent qu'un seul embryon. L'un des embryons a quitté le marsupium, probablement sans poursuivre son développement. En effet, il est facile de constater que le développement des deux œufs n'est pas synchrone ; dans la plupart des cas, l'œuf de la région inférieure du marsupium commence à se différencier le premier. Si nous nous reportons à la figure 12, B, nous constatons que l'embryon du haut possède seulement les antennes et les pièces buccales ; l'embryon du bas a différencié les mêmes appendices et les péréiopodes en plus (embryon au stade C). D'autre part, la disposition des deux œufs l'un par rapport à l'autre n'est pas quelconque : on s'aperçoit, au cours du développement embryonnaire que l'embryon supérieur différencie ses antennes vers la région inférieure, alors que celui du bas les différencie vers le haut, et ceci de façon constante. Les deux embryons sont donc en position tête bêche. Etant donné cette disposition, et le léger décalage du développement des œufs, nous serions tentée de croire que l'unique embryon très avancé, transporté par les femelles, correspond à celui du bas, puisqu'il a, en général, la même orientation que la mère. Nous avons constaté la présence des deux embryons au stade C du développement marsupial d'une façon presque constante, et au stade D, également, mais jamais postérieurement à ce stade. Il semble donc probable que l'expulsion de l'embryon abandonné se produise au moment de la mue qui le libère de la première cuticule embryonnaire.

Au stade C, les deux œufs changent de forme et de place au sein du marsupium. Les pôles arrondis les plus larges s'appliquent contre les limites supérieure et inférieure de la chambre marsupiale ; les pôles les plus effilés correspondant à la partie céphalique, étroitement accolés, se dirigent vers l'extérieur. Les deux œufs ne sont donc plus disposés l'un au-dessous de l'autre : chaque embryon glisse le long de l'autre, de façon à ce que la moitié environ de chacun d'entre eux soit latérale à l'autre (embryons antennes contre antennes). Les deux œufs sont donc maintenant déviés par rapport au plan de symétrie du marsupium, alors que le plan initial des deux œufs et celui du marsupium se confondaient. A ce stade C, le marsupium devenu trop étroit pour contenir la couvée qui se développe, commence à s'entrouvrir : les plaques incubatrices 1 et 2 se disjoignent, laissant les deux embryons largement découverts. Au stade D, les embryons qui ont encore grandi, sont tassés l'un contre l'autre, antennes contre antennes, et distendent le marsupium, de plus en plus béant. L'embryon le plus haut placé déborde de la chambre marsupiale par sa face ventrale thoracique située au pôle supérieur, au risque de basculer dans le milieu ambiant. Cet embryon est-il poussé au dehors par les mouvements de son jumeau, qui, un peu plus avancé, mue probablement avant lui ?

Nous n'avons pu observer sur le vivant la naissance du nouveau-né, c'est-à-dire sa sortie de la cavité marsupiale. Toutes les femelles rapportées au laboratoire possédaient soit un seul embryon de stade F, soit un marsupium déjà vide. Le jeune est muni d'un tube digestif fonctionnel ; il est donc probable qu'il est capable de s'échapper du marsupium, de se nourrir, et de mener une vie autonome.

Source : MNHN, Paris

La durée de la vie marsupiale n'a pu être établie par des élevages : toutes les femelles ovigères mises en élevage mouraient rapidement ou bien laissaient échapper leurs œufs. Dans la nature, nous trouvons au cours des années 1964, 65, 66, 67 et 68, les premières femelles ovigères vers la mi-avril ; les premiers jeunes de stade I naissent à la mi-juin. Un exemple précis : en 1967, on ne détecte aucune femelle gravide le 3 avril ; le 20 avril une partie de la population femelle présente des œufs ; le 6 juin, aucun jeune n'a éclos ; le 14 juin, pas encore de jeunes ; les 23 et 26 juin, les prélèvements négatifs (vent) ne permettent pas de recueillir les jeunes éventuellement nés ; le 27 juin, d'innombrables jeunes sont présents, au stade 1. En 1966, au mois de juillet, le nombre de femelles ovigères est particulièrement élevé : deux mois plus tard, en septembre, les jeunes de stade I affluent (cf. les graphiques des fig. 34 et 35). Il est donc possible de déduire de ces données que la durée de la vie marsupiale doit être d'environ deux mois.

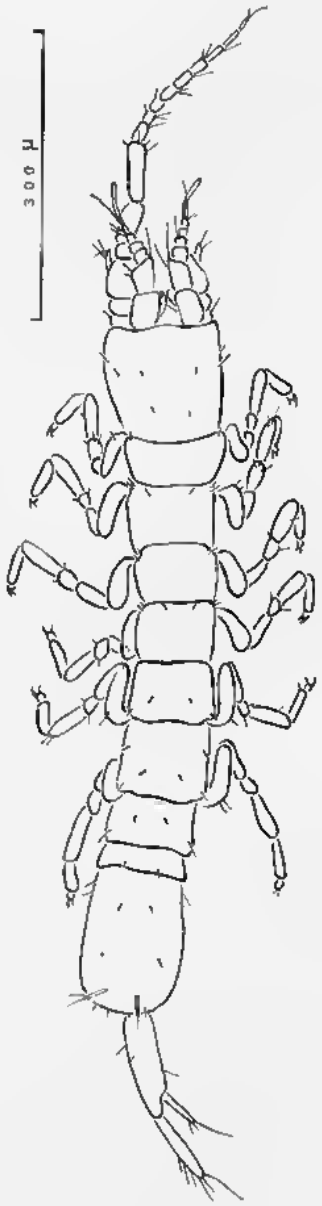


FIG. 16. — *M. marinus*. Stade postembryonnaire I, habitus.

Conclusions. — Nous avons divisé la vie marsupiale en deux phases : la période embryonnaire et la période larvaire, séparées par la déhiscence du chorion. La période embryonnaire conduit de l'œuf qui vient d'être pondu au stade C, caractérisé par l'apparition des ébauches des pièces buccales

Source : MNHN, Paris

et des péréiopodes. La période larvaire s'étend du stade D pendant lequel l'embryon entouré de sa première cuticule embryonnaire maintient sa courbure primitive et complète les ébauches de ses appendices, au stade F. Au stade E, l'embryon prend une nouvelle courbure et la segmentation du péréion débute ; le vitellus, refoulé dans une bosse, la « bosse vitelline », persiste. Au stade F, la bosse disparaît, la segmentation se poursuit, les articles de tous les appendices s'individualisent. La mue de la naissanee se prépare, entraînant le passage de la vie marsupiale à la vie post-embryonnaire. Le développement des deux œufs n'est pas tout à fait synehrone, et l'un des embryons expulsé du marsupium, ne poursuit pas son développement. Un seul embryon arrive donc à terme. On peut considérer que la durée de la vie marsupiale s'échelonne approximativement sur deux mois.

b) **Développement post-embryonnaire.**

Les diagnoses des différentes espèces de *Microcharon* ne comportent aucune mention relative au développement de ee genre ; tout au plus trouve-t-on, dans un travail de Cvetkov récemment paru (1968), la description du pléopode 1 mâle au cours du développement post-marsupial et une indication eoneernant le nombre de stades (4), et l'apparition du « dimorphisme » sexuel au stade II : « chez le mâle apparaissent les premiers pléopodes, encore dépourvus d'éléments strueturaux et de soies ; chez la femelle, les premiers pléopodes sont absents dans tous les stades ». Le développement post-embryonnaire d'une espèce du genre *Microcharon* est donc suivi ei-dessous pour la première fois de façon approfondie.

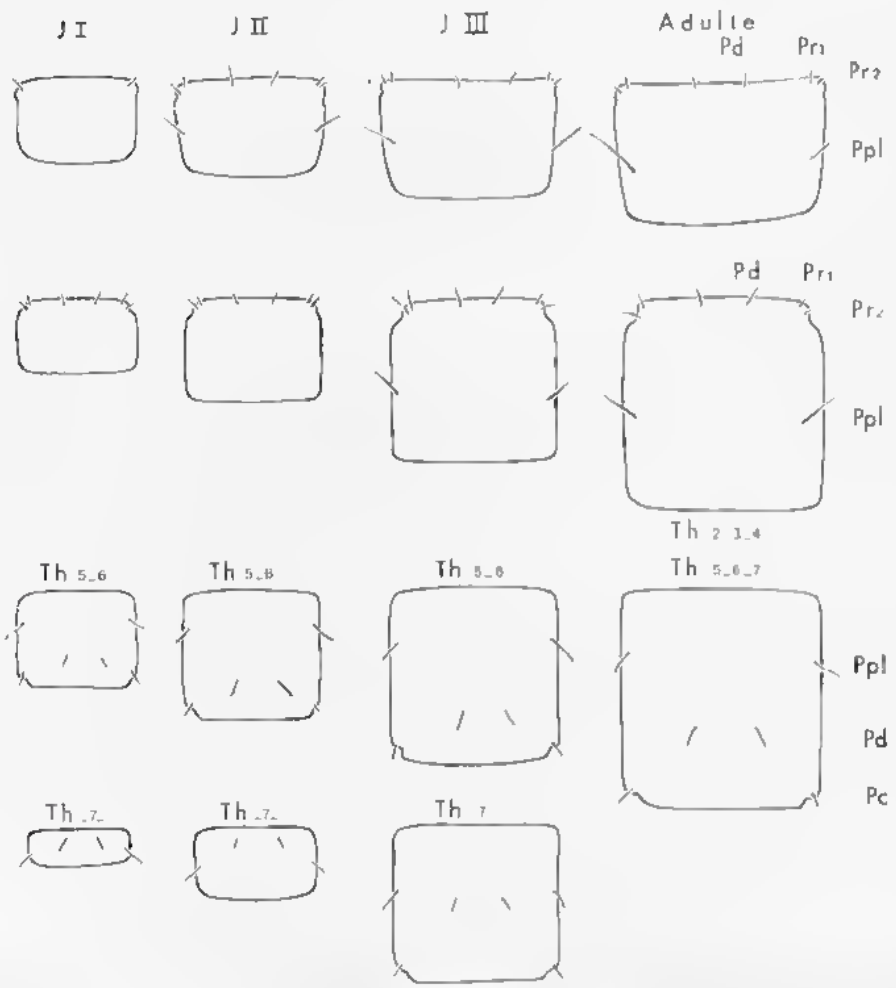


Fig. 17. — *M. marinus*. Représentation schématique des segments 2 à 7 du péréion et de leur chétotaxie à chacun des stades post-embryonnaires et chez l'adulte ; de gauche à droite : stades I, II, III, adulte.

Source : MNHN, Paris

Stade I.

Le jeune qui s'échappe des lamelles incubatrices maternelles mesure entre 0,661 et 0,800 mm. De rares individus atteignent 0,865 mm (et un ou deux, 1 mm) ; la taille moyenne se situe aux environs de 0,76 mm (fig. 16).

Le céphalon est le segment le plus large du corps (largeur du céphalon 113 µ, du péréion 84 µ, du pléotelson 92 µ). Chez l'adulte, le segment le plus large et le plus long est le pléotelson, et tous les segments du corps sont sensiblement plus larges que longs. Le septième segment du péréion est réduit, moins large et moins long que les précédents, et ne porte pas de péréiopodes. Le jeune, à la naissance, ne possède donc que 6 paires de péréiopodes, comme tous les jeunes Isopodes de stade I. Le céphalon ne porte pas de soies rostrales. La chétotaxie du premier segment thoracique est très incomplète : il ne possède qu'une seule soie rostrale (Pr 1). Les péréionites 2, 3 et 4 sont dépourvus de leur soie pleurale (Ppl). Par contre, les segments 5 et 6 offrent une chétotaxie complète. Le péréionite 7 ne possède que les soies caudales et dorsales (fig. 17 et 24). Pléotelson : les soies Tc1, Tv2, Tv3, Tpl3 et Td3 sont absentes (fig. 18).

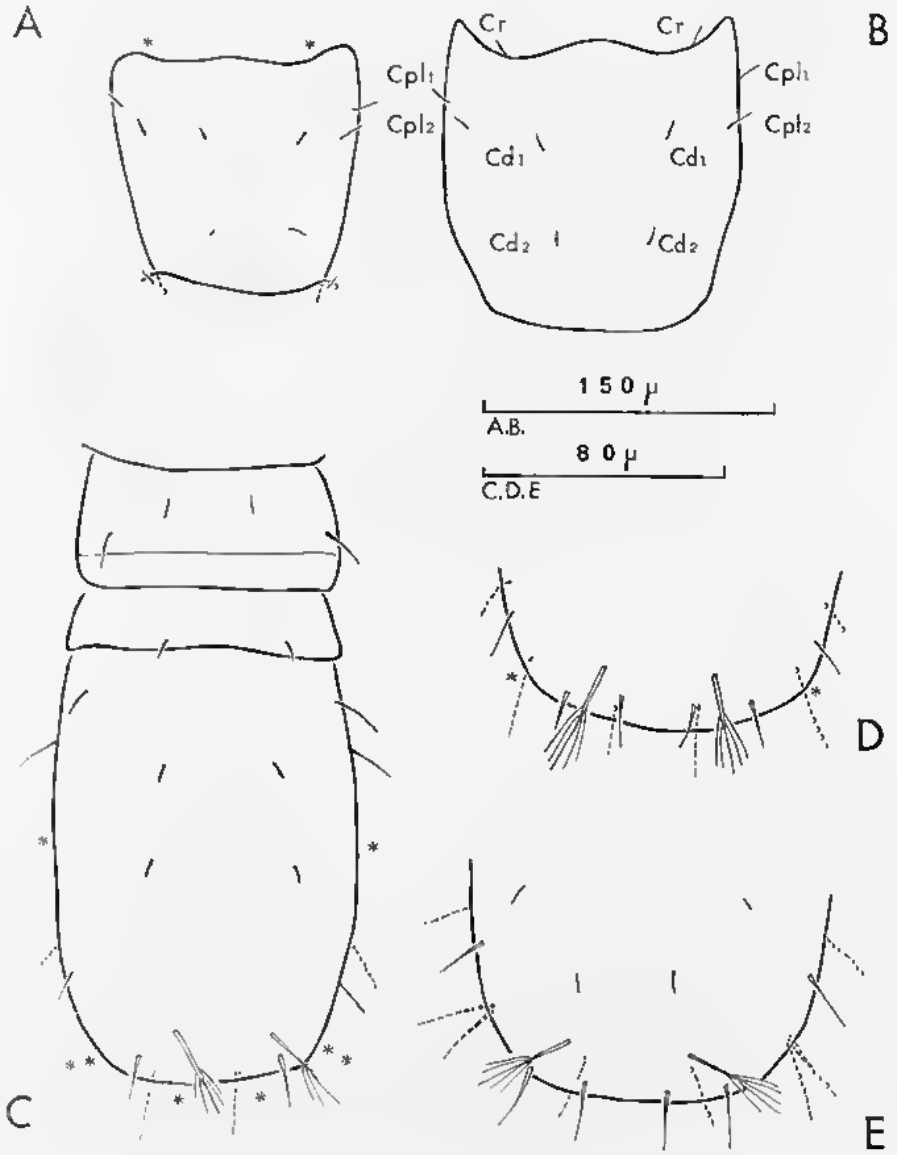


FIG. 18. — *M. marinus*. Chétotaxie du céphalon : A, jeune de stade I ; B, adulte. Chétotaxie du pléotelson : C, stade I ; D, stade II ; E, stade III (chaque astérisque indique l'absence d'une soie).

Source : MNHN, Paris

Antennes I (fig. 19). — Elles se composent de 6 articles, comme chez l'adulte. Les proportions des articles sont déjà les mêmes que chez l'adulte : les quatre derniers atteignent les 3/5 des deux premiers réunis. Mais l'ensemble de l'antenne est plus court. L'article 1, grêle, ne porte que 2 soies au lieu de 3. Le second possède 2 soies de moins, tandis que la longue tige pennée, implantée sur une apophyse, atteint seulement l'apex de l'avant dernier article (il dépasse l'extrémité de l'antenne chez l'adulte). Le bâtonnet hyalin de l'article 5 est absent. La chétotaxie de l'article terminal est presque complète : il ne manque qu'une courte soie distale.

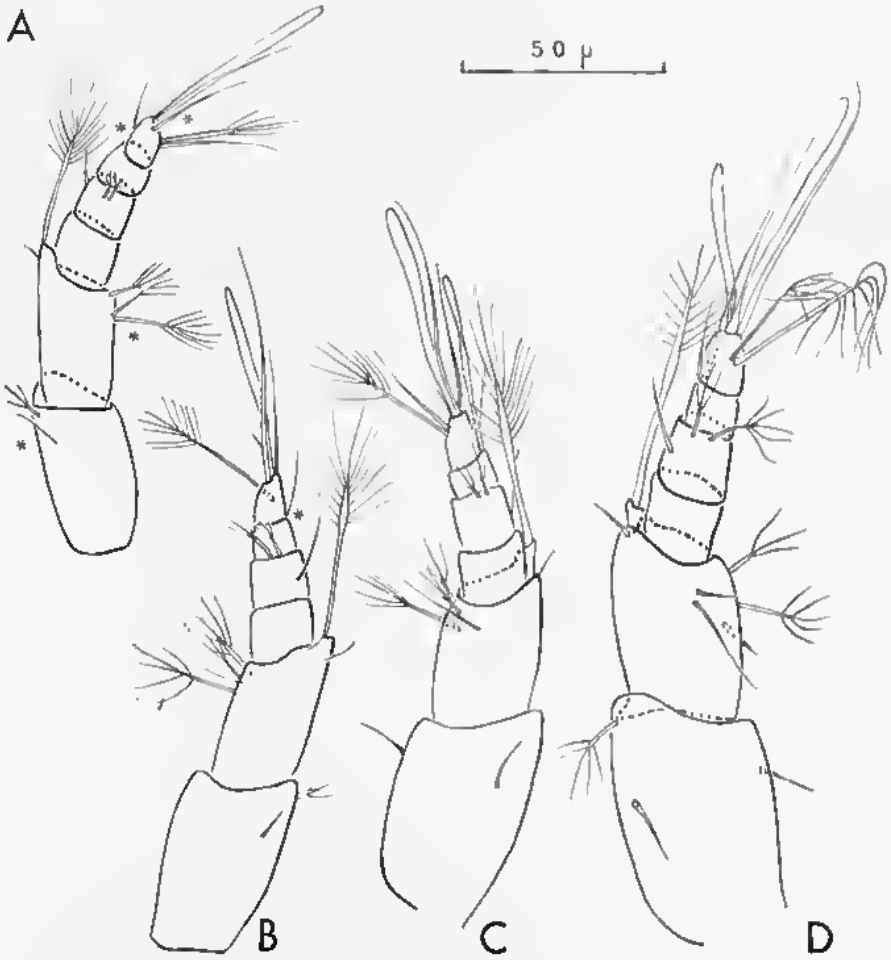


Fig. 19. — *M. marinus*. Antenne I : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III ; D, adulte.

Antennes II (fig. 20, A). — Dès sa naissance, *M. marinus* offre des antennes munies des 8 (ou 7) articles définitifs au fouet. Le nombre d'articles ne servira donc pas ici de critère pour désigner l'un ou l'autre stade du développement post-embryonnaire, comme il est possible de le faire chez bien d'autres Isopodes (Howes, 1939 ; Bocquet, 1953 ; Matsakis, 1962 ; ...).

Les 6 articles de la hampe possèdent déjà les proportions et la chétotaxie de l'adulte. Il en est de même pour les 8 (ou 7) articles du fouet. L'ensemble de l'antenne augmente de taille régulièrement au cours des stades II et III, jusqu'au stade adulte, sans aucune modification et sans nouvel apport chétotaxique.

Mandibules (fig. 20, B, C, D). — La *pars incisiva* et la *lacinia mobilis* de la mandibule gauche comptent déjà les 4 dents définitives ; la 4e dent est toutefois peu accentuée sur la *lacinia mobilis*. Le processus molaire, simple apophyse triangulaire, montre 3 longues soies distales, comme chez l'adulte. Au-dessous de la *lacinia mobilis*, la mandibule gauche présente 2 tiges festonnées, et 2 soies seulement (il en existe 3 chez l'adulte). A la mandibule droite, on trouve 3 tiges festonnées et 2 soies (3 tiges festonnées et 3 ou 4 soies chez l'adulte). Le palpe se compose des 3 articles normaux, le premier

Source : MNHN, Paris

glabre, le second orné de 2 fortes épines croisées vers son tiers distal et le dernier muni de 3 épines au lieu de 4 ; l'épine la plus proximale étant absente. Les caractères sexuels secondaires ne se décèlent pas encore à ce stade.

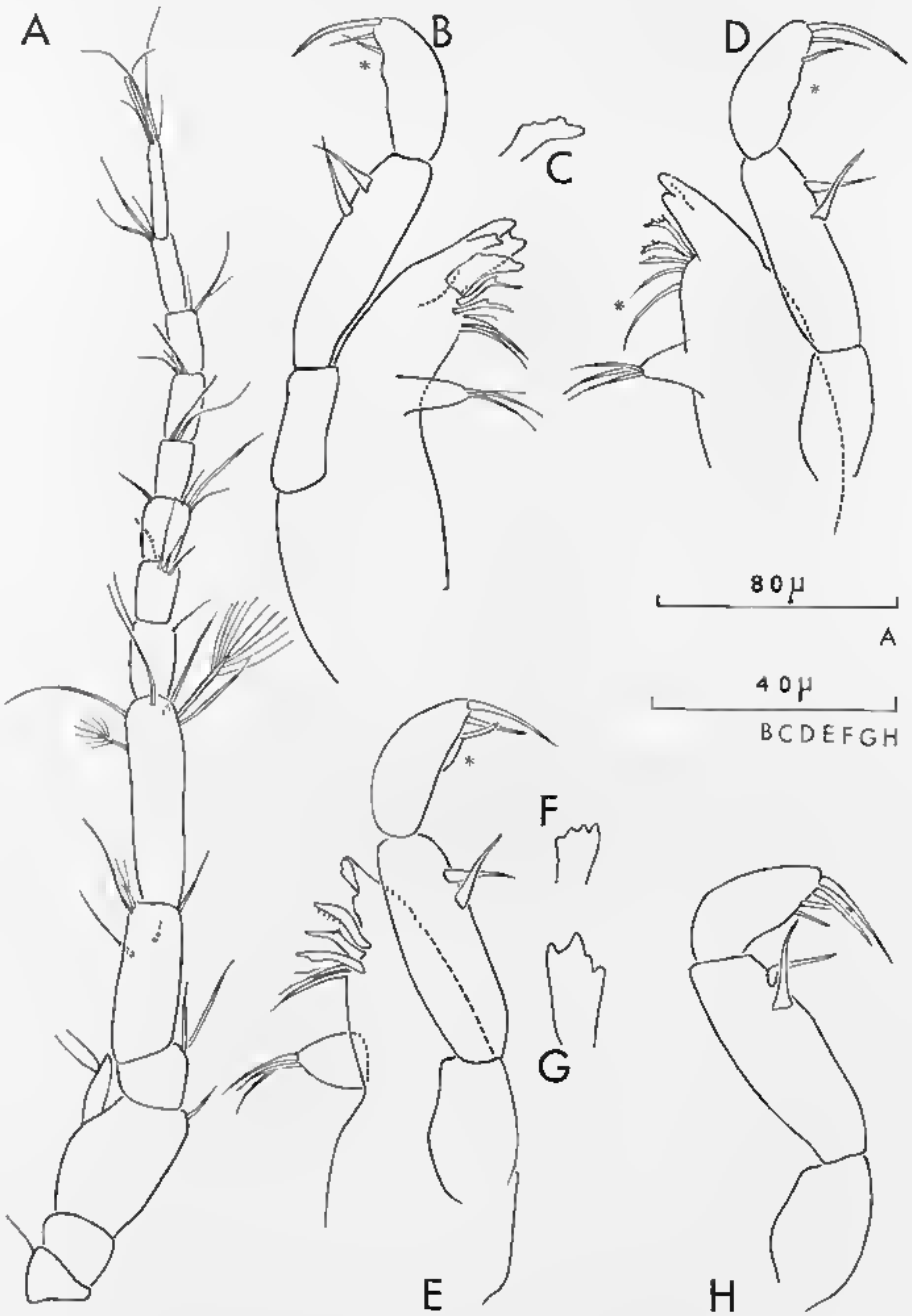


FIG. 20. — *M. marinus*. A, antenne II au stade I ; B, mandibule gauche, stade I ; C, *lacinia mobilis* ; D, mandibule droite stade I ; E, mandibule droite, stade II ; F, *lacinia mobilis* ; G, *pars incisiva* ; H, palpe mandibulaire, stade III.

Maxilles I (fig. 21, A). — Les deux endites sont déjà garnis de leur chétotaxie apicale complète : bordure de 10 épines à l'endite externe, et 3 ou 4 soies distales à l'endite interne. Les soies latérales de l'endite externe sont au nombre de 6 au lieu d'une dizaine environ.

Maxilles II. — Elles apparaissent sous la forme adulte dès ce premier stade post-embryonnaire, et elles poursuivent leur accroissement aux stades suivants sans subir aucune acquisition nouvelle.

Source : MNHN, Paris

Maxillipèdes (fig. 22, A). — Ils sont caractéristiques du stade f par l'absence de l'un des crochets du bord interne de l'endite et par la chétotaxie du palpe très incomplète par rapport à celle de l'adulte. Il manque une soie à l'article 1, une au bord interne de l'article 3, deux au 4e article. La formule chétotaxique du palpe du maxillipède s'inscrit donc ainsi : (1,0 — 1,0 — 2,1 — 2 — 6). Cette formule permet de définir le numéro d'ordre du stade sans risque d'erreur. Le labre et le labium présentent, dès ce stade, l'aspect définitif ; le labium, notamment, offre des lobes dont la marge distale s'orne de nombreuses soies. Aucun changement ne se produit jusqu'à la phase adulte, à l'exception d'une augmentation de taille.

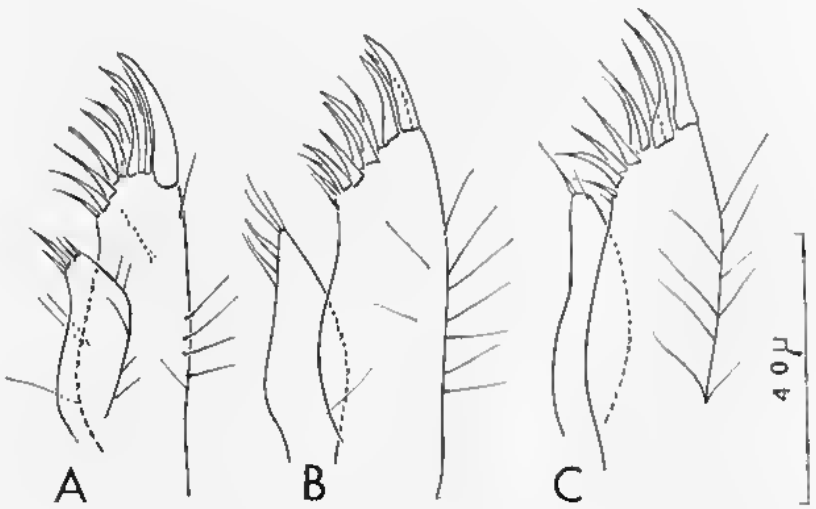


Fig. 21 — *M. marinus*. Maxille I au cours du développement postembryonnaire. A, stade I ; B, stade II ; C, stade III.

Péréiopodes. — Ils sont au nombre de 6 seulement, le 7e faisant défaut.

Le basis, large, offre un contour grossièrement elliptique, déformé par une protubérance déjà accentuée à ce stade sur la crête tergale ; on trouve une longue soie sur cette même crête au péréiopode I, et aux péréiopodes suivants, 2 tiges pennées (une longue et une courte), situées au niveau de la protubérance ; il existe aussi une courte soie distale. Aucune différence avec l'adulte ne peut donc se constater.

L'ischion, plus étroit, ne porte que la soie de la crête sternale. L'épine opposée de la crête tergale présente chez l'adulte à tous les péréiopodes est absente au stade I. Sur le méros, on trouve, de P1 à P4, une grande épine et une soie distales à l'angle tergal ; P5 et P6 ne possèdent que la longue épine ; deux soies sont issues de l'angle sternal à tous les péréiopodes ; ici encore, pas de différence avec les péréiopodes de l'adulte. Comme chez l'adulte, on voit sur la crête tergale du carpe, une seule soie subdistale à P1, et une soie et une tige pennée subdistales aux péréiopodes 2 à 6 ; sur la crête sternale se situent une soie subdistale à P1 et une courte épine au niveau des 2/3. Le propode de P1 est garni d'une courte soie située vers sa moitié, de 4 soies distales et subdistales et d'une épine subdistale sur la crête sternale ; sur tous les autres péréiopodes, on rencontre la soie en position médiane, les 2 soies subdistales (dont une pennée) de la crête tergale, et l'épine et la soie distale (crête sternale). L'épine située aux 2/3 de la crête sternale chez l'adulte est absente. Le dactyle présente le même aspect que chez l'adulte, avec notamment ses 2 griffes relativement courtes, surtout si l'on compare l'espèce aux espèces dulçaquicoles. La taille des péréiopodes croît d'avant en arrière (fig. 25 et 26).

Les principales différences qui distinguent le stade I de l'adulte au niveau des péréiopodes sont donc l'absence de l'épine sur la crête tergale de l'ischion et de l'épine de la crête sternale du propode.

Chez quelques individus de grande taille (de l'ordre de 800 µ), on peut observer, par transparence, à l'intérieur des angles postérieurs du péréionite 7, les 2 bourgeons des péréiopodes 7 lovés sur eux-mêmes (fig. 26). Les individus au stade I sont indifférenciés sexuellement.

Pléopodes. — Tous les jeunes possèdent un pléopode II identique, de forme femelle, muni de ses 2 soies distales. Le pléopode I manque chez tous les représentants de ce stade. Il est donc absolument impossible de distinguer les futurs mâles des femelles. Les pléopodes III, complets, ne changeront pas jusqu'au stade adulte, mais augmentent de taille à chaque mue (fig. 27, A).

Source : MNHN, Paris

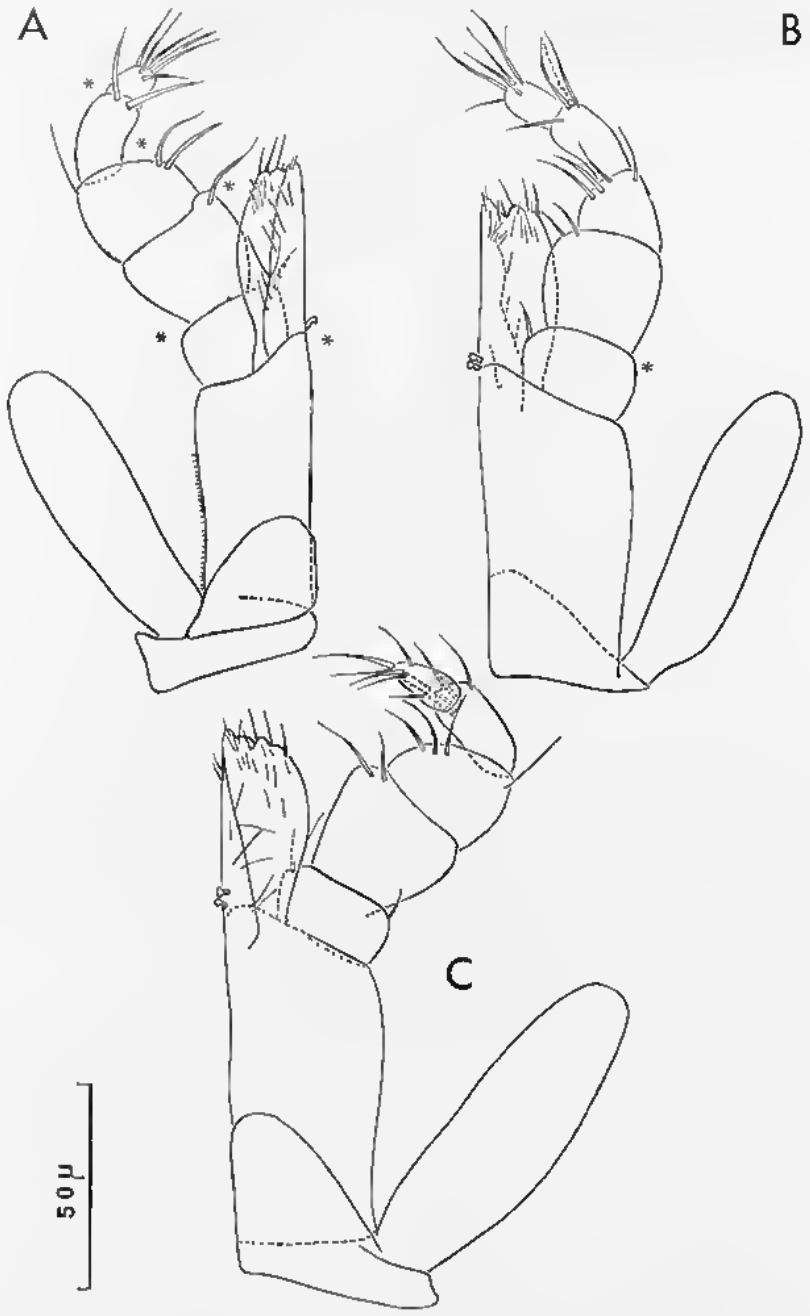


Fig. 22. — *M. marinus*. Maxillipède au cours du développement postembryonnaire. A, stade I, B, stade II ; C, stade III.

Les pléopodes IV sont présents, sous la forme de simples diverticules.

Uropodes. — Leurs proportions sont très différentes de celles de l'adulte. La longueur du sympode, notablement moins large, dépasse le triple de la largeur (elle est inférieure à 3 fois la largeur chez l'adulte). Exopodite et endodite offrent les mêmes proportions que chez l'adulte. La chétotaxie de l'ensemble de l'appendice est conforme à celle de l'adulte ; il ne manque qu'une courte tige pennée, située normalement vers le milieu de l'endopodite (fig. 31).

Caractères distinctifs du stade I. — Le jeune ne possède que 6 paires de péréiopodes ; le péréionite 7, réduit et incomplet, ne porte pas de péréiopodes. L'antenne I ne porte pas de bâtonnet hyalin au 5e article ; l'un des crochets de l'endite du maxillipède manque et la chétotaxie du palpe se révèle très incomplète. La chétotaxie des péréiopodes est incomplète : l'épine tergale de l'ischion et l'épine

Source : MNHN, Paris

de la crête sternale du propode manquent. Aucun caractère morphologique ne permet de différencier les sexes. La chétotaxie des segments du corps est très incomplète.

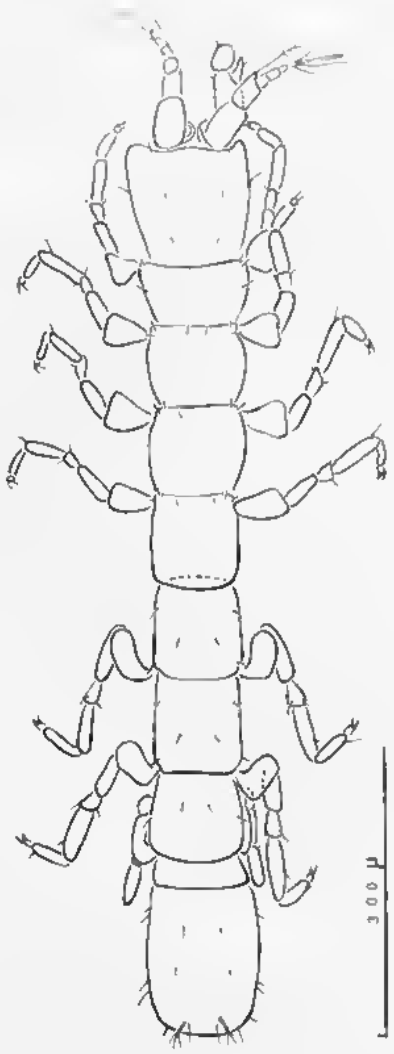


FIG. 23. — *M. marinus*. Jeune au stade postembryonnaire II, habitus (sans les uropodes et les antennes II).

Stade II.

La forme de l'animal s'étire et se délie, de sorte qu'il semble plus souple et moins massif. La longueur est comprise entre 0,755 mm et 0,920 mm (0,88 mm en moyenne) ; elle atteint exceptionnellement 1 mm (deux cas).

Tous les segments sont plus longs qu'au stade I, et en particulier le 7e qui demeure néanmoins plus court que les précédents. Le céphalon reste le segment le plus large. La 7e paire de péréiopodes apparaît sous forme d'ébauches recourbées vers l'avant de l'animal et ventralement, de sorte qu'elles sont à peine visibles en face dorsale (fig. 30).

Les soies rostrales du céphalon, les soies pleurales, dorsales et les soies rostrales 2, au premier péréionite, apparaissent. Les soies pleurales des segments suivants font toujours défaut. La chétotaxie ne présente aucun changement aux segments 5, 6 et 7 par rapport au stade I (fig. 17). Au pléotelson apparaissent les soies pleurales 3 (T pl3), les soies ventrales 1 (Tv1) et les soies caudales 1 (Tc1). Il ne manque donc plus que les soies ventrales 2 (fig. 18).

Antennes I. — Elles sont plus longues qu'au stade I. Le premier article devient plus robuste. La soie qui fait défaut au stade I n'est pas encore apparue. La chétotaxie de l'article 2 est maintenant complète ; la longue tige pennée arrive jusqu'à l'apex de l'antenne, mais ne le dépasse pas. L'article 5

Source : MNHN, Paris

est toujours dépourvu de son bâtonnet hyalin, tandis que l'on voit apparaître la petite soie distale de l'article 6 (fig. 19).

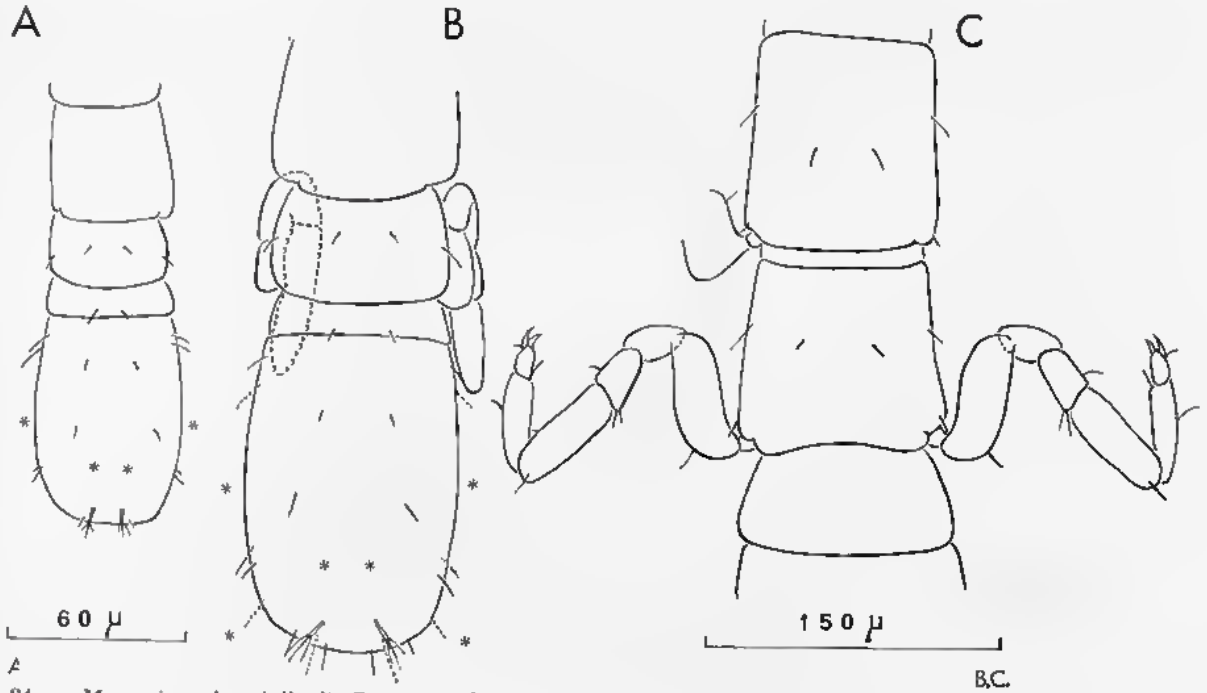


FIG. 24. — *M. marinus*. Le péréionite 7 au cours du développement postembryonnaire. A, stade I ; B, stade II ; C, stade III.

La taille des antennes II s'est légèrement accrue.

Mandibules (fig. 20, E, F, G). — Leur taille a un peu augmenté. La 4e dent de la *lacinia mobilis* s'est individualisée. La 3e soie, située immédiatement au-dessous du processus molaire apparaît. La morphologie d'ensemble est donc, dès ce stade, celle de l'adulte, si ce n'est que la première épine est toujours absente au 3e article du palpe. On observe à ce niveau un léger boursouflement de la chitine.

Maxilles I (fig. 21). — Le nombre de soies latérales de l'endite externe est maintenant définitif. Dès ce stade, les maxilles 1 ont donc acquis leur morphologie normale, et aucun changement ne se produira au stade suivant.

Maxillipèdes (fig. 22, B). — On voit apparaître au stade II, d'une part, le crochet de l'endite qui manquait au stade précédent, d'autre part une soie aux articles 2 et 3 du palpe, et 2 soies distales supplémentaires sur l'article 4. La formule chétotaxique du palpe devient : (1,0 — 2,0 — 3,1 — 4 — 6).

Le 7e péréionite n'offre pas encore d'échancrures postérieures et garde sa forme plus ou moins arrondie en arrière. Sa chétotaxie n'est pas modifiée par rapport au stade I (absence des soies caudales Pc).

Péréiopodes. — Les périopodes 1 à 6 ne témoignent d'aucun changement par rapport au stade précédent (fig. 25, 26). Notons encore l'absence de l'épine tergale de l'ischion et de l'épine sternale du propode. Les péréiopodes ont simplement un peu grandi.

Par contre, le stade II est marqué par l'apparition des péréiopodes 7 sous la forme de deux ébauches. Chaque ébauche a la forme d'un « boudin » recourbé sur lui-même, dirigé vers l'avant et vers la région dorsale, puis recourbé au niveau approximatif de l'ischion et du méros, et dirigé alors ventralement et vers l'extrémité caudale de l'animal (fig. 24). On peut distinguer des articulations plus ou moins bien définies (fig. 26) au niveau de chaque étranglement de l'ébauche.

Dès ce stade se manifeste la première différenciation sexuelle, et l'on peut désormais suivre séparément le développement des mâles et des femelles.

Femelle. — Aucune modification ne se produit par rapport au stade précédent. La jeune femelle présente un pléopode II en forme d'opercule lamelleux, doté de 2 soies distales, simplement un peu plus allongé qu'au stade I, tout à fait comparable à celui de l'adulte.

Mâle. — Les pléopodes I apparaissent sous la forme d'une ébauche coalescente à la base, bilobée à partir d'une zone submédiane totalement dépourvue de soie. La longueur de cette ébauche très simple et très incomplète atteint environ la moitié du pléotelson.

Source : MNHN, Paris

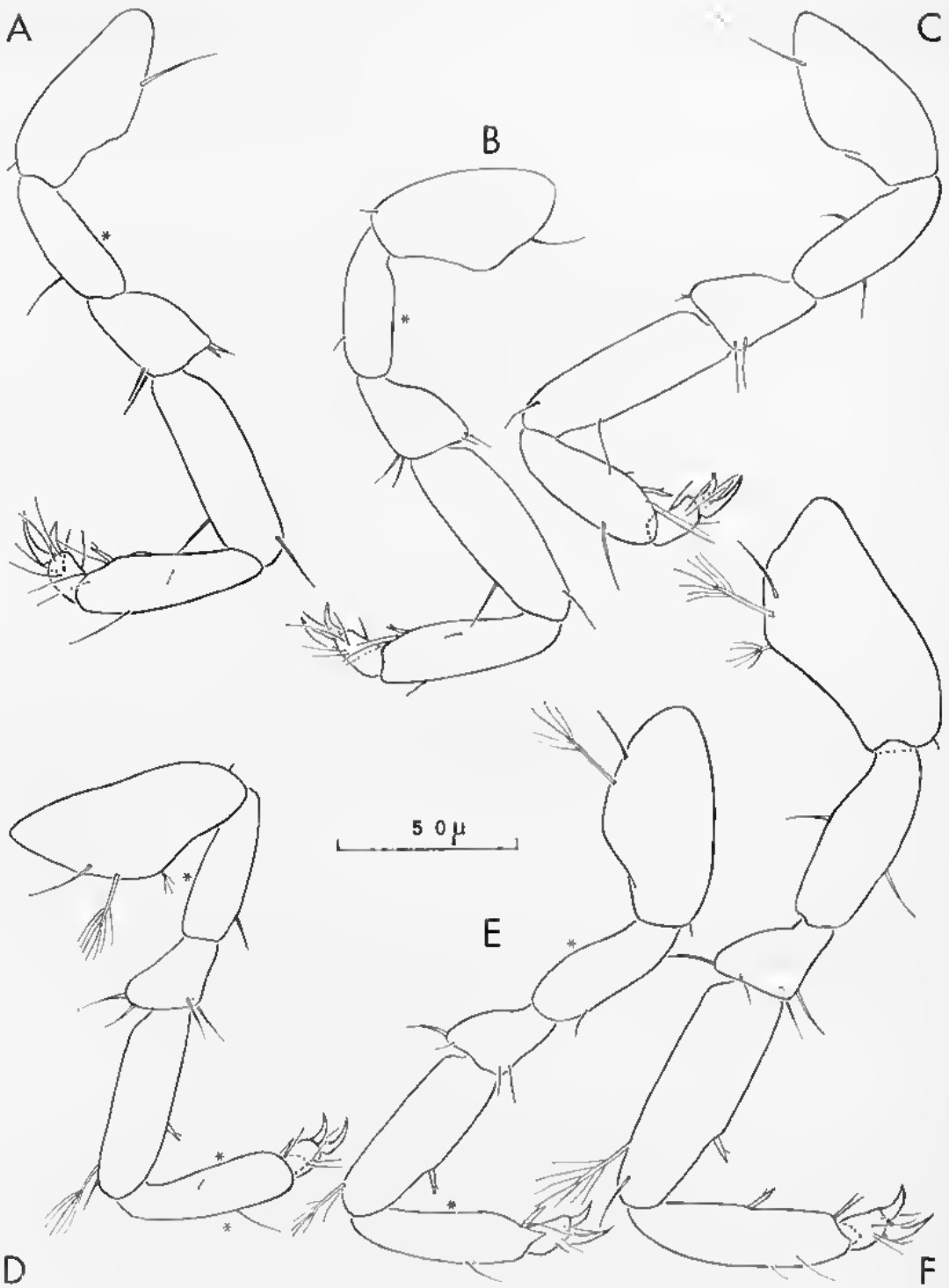


FIG. 25. — *M. marinus*. Péréiopode I : A, stade postembryonnaire I ; B, stade II ; C, stade III. D, P 4, stade I ; E, P 5, stade II ; F, P 5, stade III.

Le pléopode II, unique, garde l'aspect d'opercule femelle. Cependant certains mâles de forte taille (supérieure à 900 µ) montrent, à l'intérieur de cet opercule transparent, l'ébauche paire des pléopodes II. Les différentes étapes de l'évolution de cette ébauche peuvent être suivies sur plusieurs individus. Il se produit tout d'abord un petit décollement médian et caudal (fig. 28, B), bientôt suivi de deux décollements symétriques un peu plus latéraux (fig. 28, C), puis de décollements marginaux

Source : MNHN, Paris

latéraux. Ces décollements s'accentuent vers l'intérieur, en délimitant 2 paires de lobes opaques, et en laissant un liseré marginal transparent qui diminue progressivement au fur et à mesure que les lobes s'individualisent. Deux décollements ultérieurs délimitent un nouveau lobe très petit situé entre le lobe médian et le lobe plus large latéral (fig. 28, F). Le décollement médian se poursuit jusqu'à séparer deux organes trilobés bien distincts, qui ne sont autres que les ébauches des futurs pléopodes II tels qu'ils apparaîtront lors de la mue qui engendre le stade III. Le lobe le plus médian donnera l'endopodite qui apparaît déjà géniculé à l'intérieur même de l'opercule ; le lobe suivant, court, sera l'exopodite. Le lobe latéral le plus développé, deviendra le sympode.

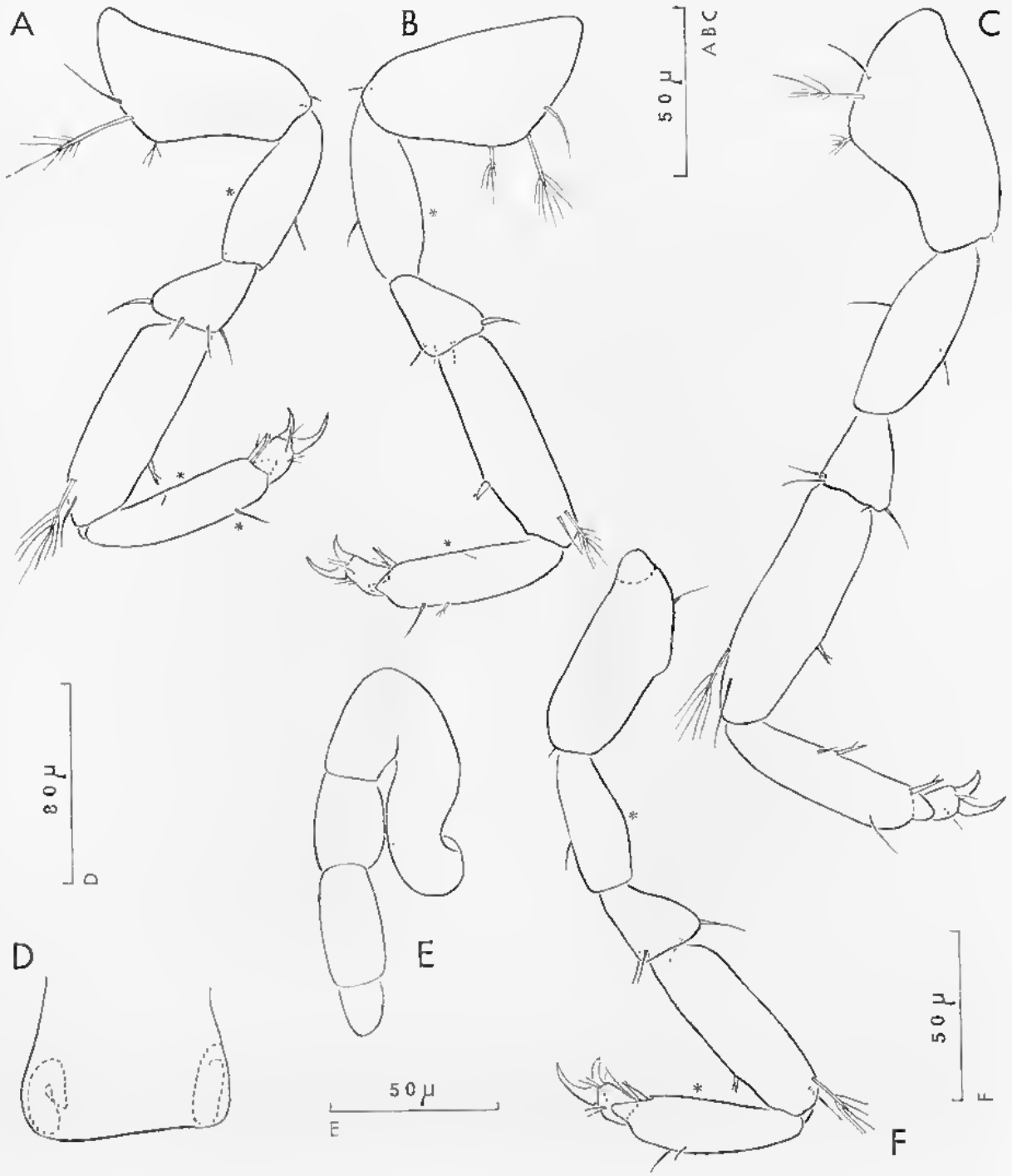


Fig. 26. — *M. marinus*. Péréiopode 6 : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III. D, péréionite 7, stade I avancé. Péréiopode 7 : E, ébauche, stade II ; F, stade III.

Source : MNHN, Paris

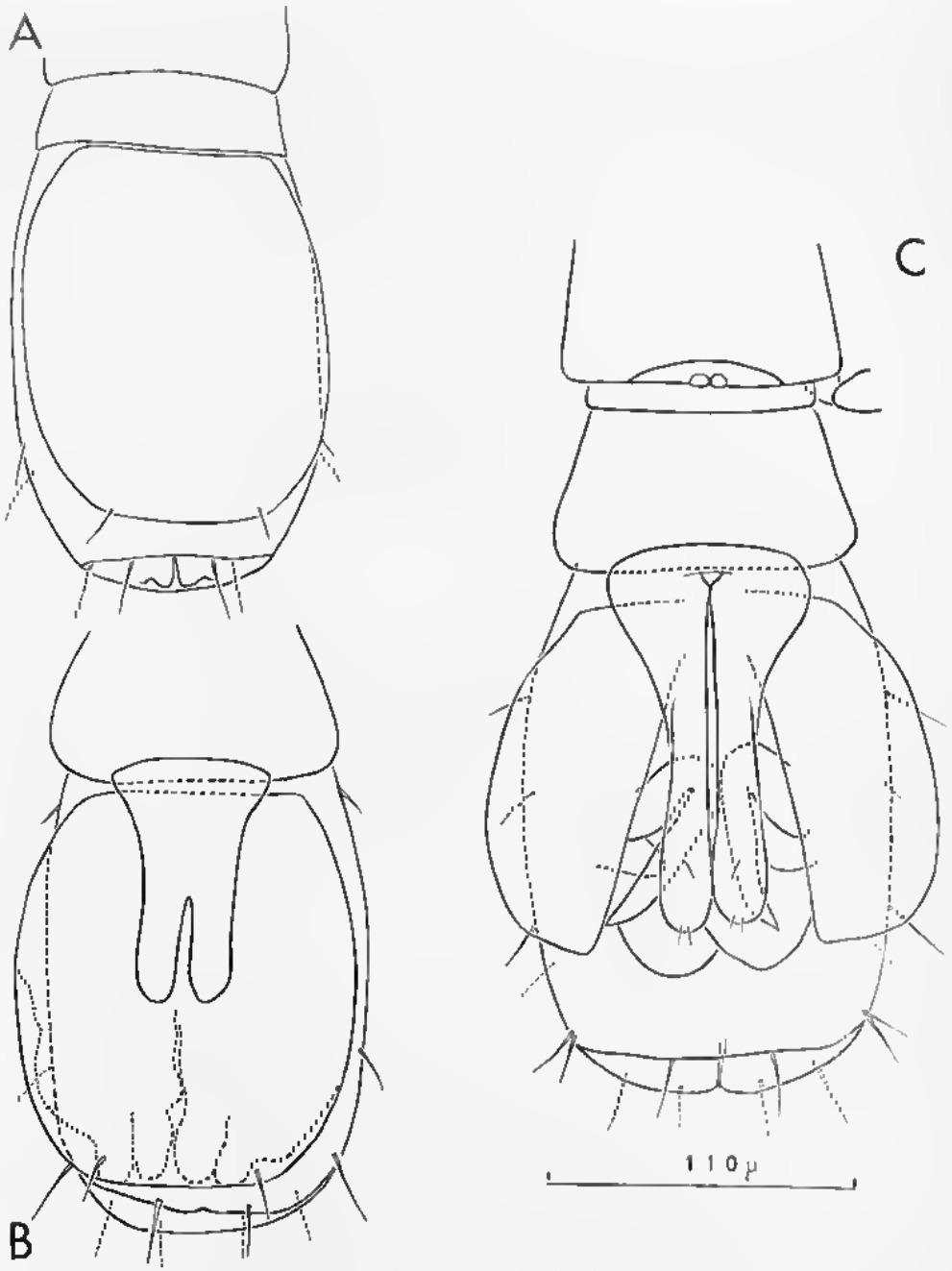


FIG. 27. — *M. marinus*. Le pléotelson en face ventrale au cours du développement postembryonnaire. A, stade I mâle et femelle ; B, stade II mâle ; C, stade III mâle.

Uropodes. — Les proportions ne sont pas encore celles de l'adulte : la longueur du sympode, encore étroit, dépasse toujours le triple de sa longueur. La petite tige pennée médiane de l'endopodite est apparue.

Caractères distinctifs du stade II. — L'ébauche des péréiopodes 7 apparaît ; le péréionite 7 prend l'aspect de celui de l'adulte, mais reste plus réduit, avec une chétotaxie incomplète. Le maxillipède se complète par le crochet manquant et quelques soies sur le palpe qui ne comporte pas encore sa chétotaxie définitive. Absence sur les péréiopodes de l'épine tergale de l'ischion et de l'épine sternale du propode. Apparition de l'ébauche très simple du pléopode I mâle. Pléopode II mâle de type femelle. La différenciation des sexes se manifeste donc pour la première fois au stade II. Chétotaxie : apparition des soies pleurales au péréionite I uniquement, et adjonction des soies pleurales 3, ventrales 1 et caudales 1 au pléotelson.

Source : MNHN, Paris

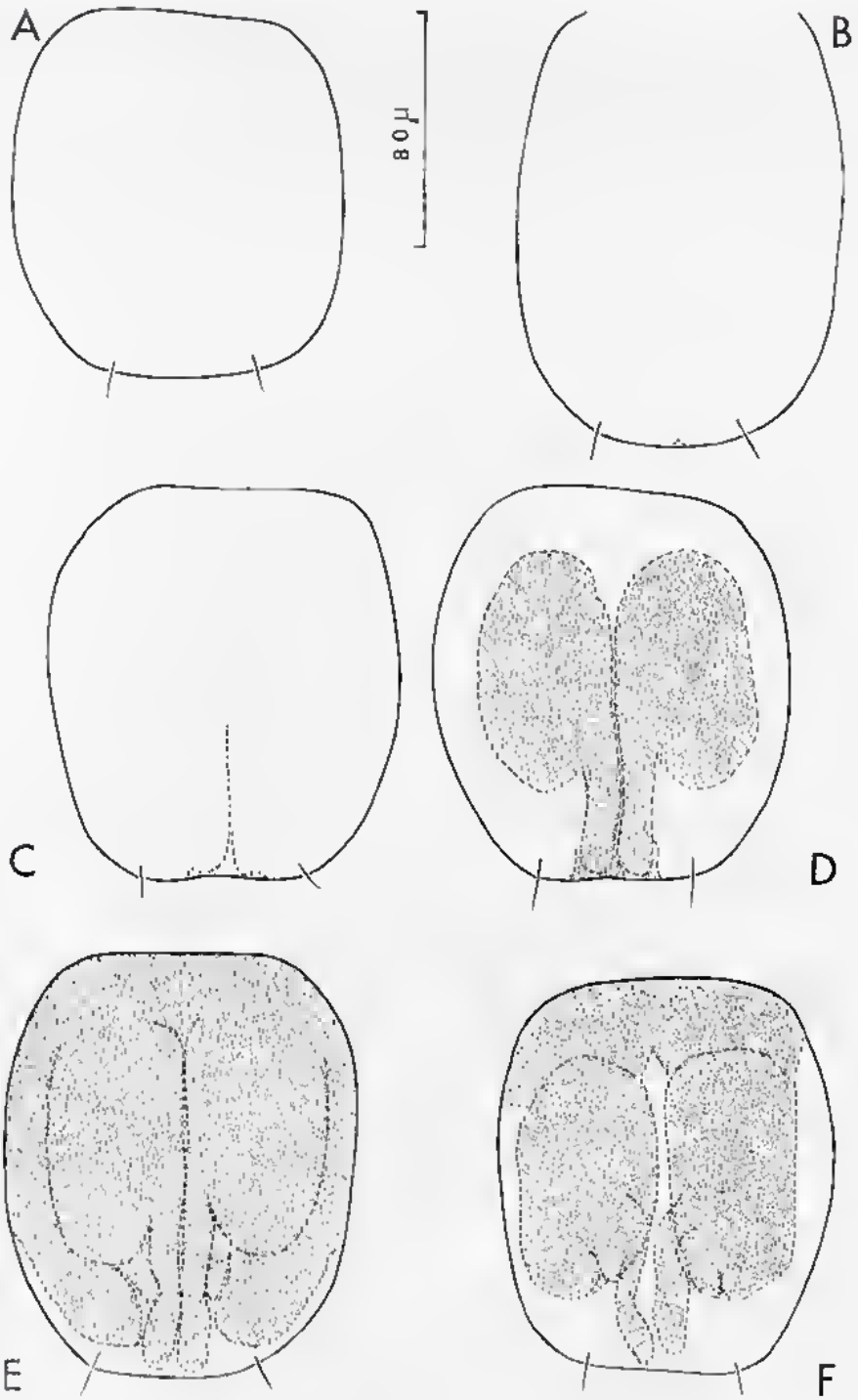


FIG. 28. — *M. marinus*. A, pléopode II au stade I ; B, C, D, E, F, évolution du pléopode II mâle au cours du stade II.

Stade III.

A ce stade, le jeune reste encore nettement plus court et plus étroit que l'adulte, surtout lorsqu'il s'agit d'une femelle. La taille s'échelonne entre 0,85 et 1,09 mm. Une différence de longueur s'inscrit déjà entre le mâle et la femelle : moyenne de taille des mâles : 0,95 mm ; moyenne de taille des femelles : 0,99 mm. Tous les segments du corps se sont allongés par rapport au stade II, et en particulier, les péréionites 3, 4, 5 et 6 qui sont maintenant nettement plus longs que larges. Par

Source : MNHN, Paris

contre, le péréionite 7, qui s'est allongé lui aussi, reste plus court que le 6e ; il est à peu près aussi long que large, et offre donc un aspect carré, caractéristique de ce stade III (fig. 24). La 7e paire de péréiopodes devient fonctionnelle, mais on peut remarquer qu'elle est beaucoup plus courte que la 6e paire, et même plus courte que la 5e paire. Elle est tout à fait comparable aux péréiopodes 2 à 6 du stade II.

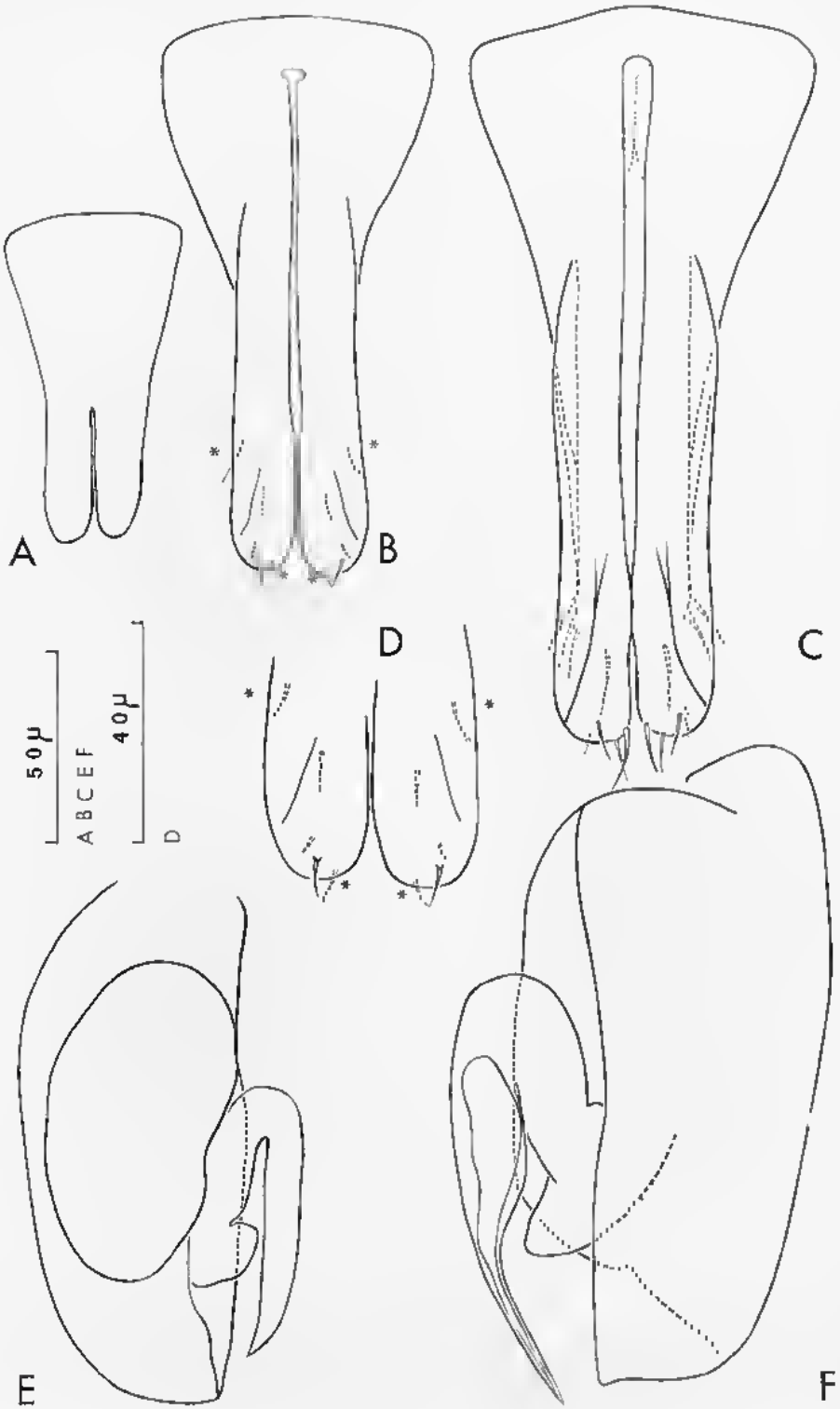


FIG. 29. — *M. marinus*. Pléopode I au cours du développement postembryonnaire : A, stade II ; B, D, stade III ; C, adulte. Pléopode II : E, stade III ; F, adulte.

Source : MNHN, Paris

Les soies pleurales des segments 2 à 4 apparaissent, ainsi que les soies caudales du péréionite 7. La chétotaxie du pléotelson se complète par les soies latéro-ventrales 2, Tv2 (fig. 18). Le stade III est donc complet et définitif en ce qui concerne le canevas chétotaxique du corps tout entier.

Antennes I. — L'antenne a peu gagné en longueur par rapport au stade précédent. Les premier et second articles acquièrent leur forme robuste définitive, et la chétotaxie est désormais complète. La longue tige pennée de l'article 2 dépasse le sommet de l'antenne. Le bâtonnet hyalin de l'avant dernier article est apparu, relativement court. Aucune modification ne se produit ensuite sur l'antenne, si ce n'est l'augmentation progressive de taille.

Les antennes II continuent leur accroissement en longueur, proportionnellement à l'augmentation de taille de l'animal.

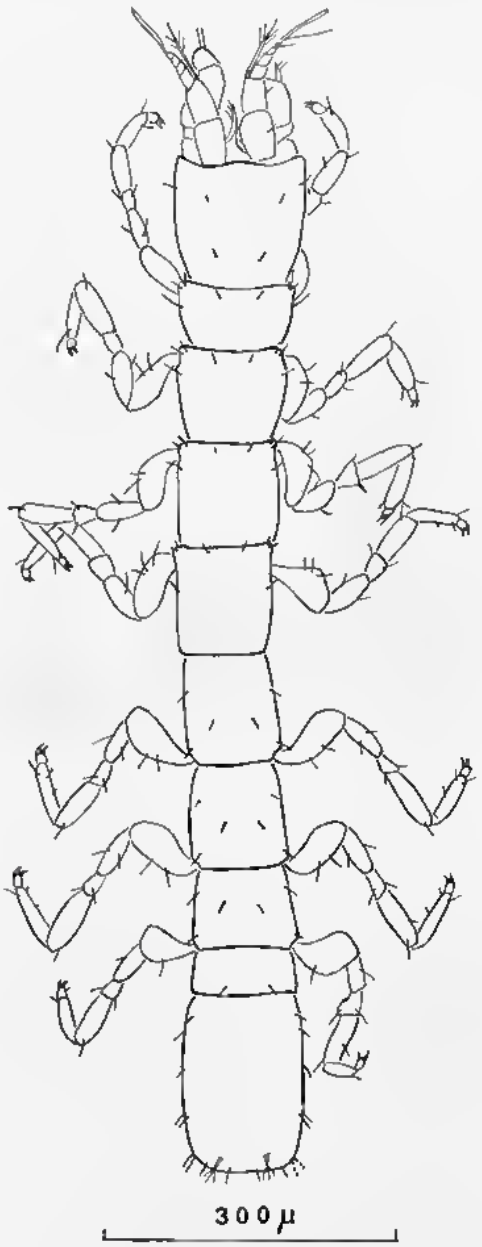


FIG. 30. — *M. marinus.* Jeune au stade postembryonnaire III, habitus (sans les uropodes et les antennes II).

Mandibules (fig. 20, H). — Leur morphologie devient définitive : en effet, le stade III est marqué par l'apparition de la première épine du 3e article du palpe. Par contre, le caractère sexuel secondaire

Source : MNHN, Paris

visible sous la forme d'une 5e courte épine à cet article chez le mâle adulte, fait toujours défaut. La morphologie du reste de la mandibule étant définitive depuis le stade II, seul le palpe est représenté ici.

Les maxilles I et II restent semblables au stade précédent.

Maxillipèdes (fig. 22, C). — La soie du 1er article du palpe apparaît, ainsi que la 4e soie de l'article 4. La formule chétotaxique du palpe est donc maintenant complète. L'ensemble du maxillipède est désormais conforme au modèle adulte dont il ne diffère que par une taille à peine inférieure.

Toutes les pièces buccales ont donc acquis, à ce stade, leur morphologie définitive. Le péréionite 7 prend l'aspect des segments 5 et 6 du péréion avec la chétotaxie complète (fig. 24), mais il demeure nettement plus petit que le péréionite 6.

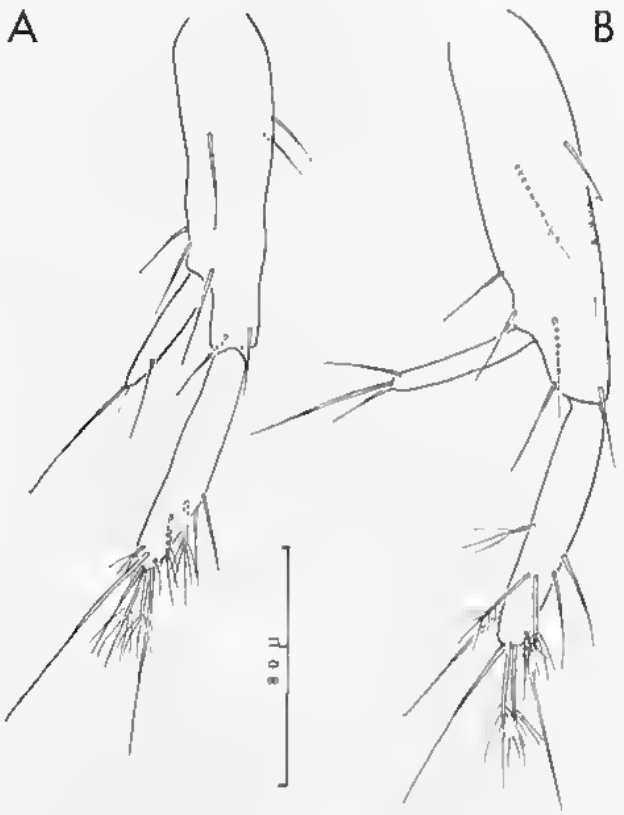


Fig. 31. — *M. marinus*. Uropodes au cours du développement postembryonnaire. A, stade I ; B, stade II.

Péréiopodes. — Leur taille a augmenté, la chétotaxie se complète sur les péréiopodes 1 à 6 ; l'épine de la crête tergale de l'ischion apparaît ; le propode acquiert l'épine de la crête sternale sur P5 et P6. La morphologie et la chétotaxie sont maintenant définitives ; chaque péréiopode subira seulement une augmentation de taille pour atteindre le stade adulte. Il n'en est pas de même pour les péréiopodes 7. Ceux-ci prennent l'aspect normal mais avec une taille bien inférieure à celle des péréiopodes 6 (leur taille est même inférieure à celle des péréiopodes 5). La chétotaxie est la même que pour les autres péréiopodes au stade II : le basis offre une seule soie sur la crête tergale, et une courte soie distale. L'ischion ne possède que la soie de la crête sternale ; l'épine de la crête tergale n'est pas encore apparue ; méros et carpe se présentent comme chez l'adulte ; par contre, l'épine médiane de la crête sternale du propode est absente (fig. 26).

La différenciation entre les individus des deux sexes s'accentue. C'est à ce stade qu'apparaissent les apophyses génitales, qui ne présentent pas d'emblée leur aspect définitif ; elles restent encore plus petites qu'au stade adulte, et sont de forme arrondie (fig. 27, C).

Pléopode II femelle. — Il garde l'aspect du stade II, tout en s'élargissant et en s'allongeant.

Pléopodes I mâles. — Leur longueur s'est considérablement accrue puisqu'ils atteignent l'extrémité des pléopodes II. Chacun des lobes s'individualise à partir d'une région devenue subproximale.

Source : MNHN, Paris

La partie distale de chacun d'eux demeure régulièrement arrondie, munie de 2 soies distales ; on ne trouve qu'une soie subdistale située aux 3/4 de l'organe (fig. 27, C et 29).

Pléopodes II mâles (fig. 29). — Le sympode a acquis une forme très proche de celle de l'adulte, c'est-à-dire qu'il s'inscrit à peu près dans un rectangle. L'angle interne distal reste un peu plus arrondi et il est légérement moins étiré que chez le mâle adulte. L'exopodite est un lobe court qui ne subira plus aucun changement. Il n'en est pas de même pour l'endopodite, qui possède bien sa forme géniculée, mais qui se termine non pas par une longue pointe acérée, mais par une zone rétrécie sur une très faible longueur, légèrement coudée, terminée par une pointe obtuse qui est loin d'atteindre l'extrémité du sympode.

Uropodes. — Les proportions sont maintenant trés proches de celles de l'adulte. Le sympode notamment a une longueur égale au triple de sa largeur (un peu moins du triple chez l'individu adulte).

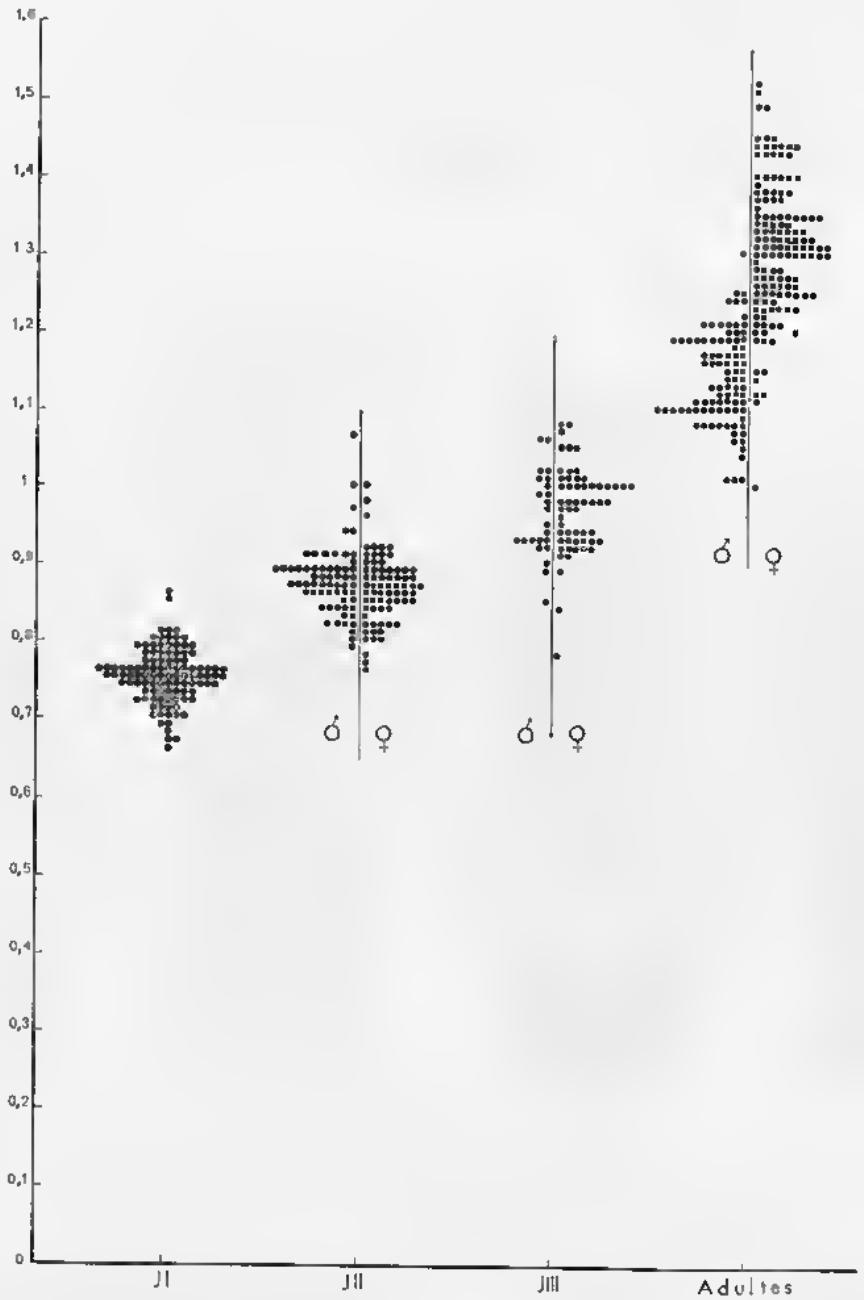


FIG. 32. — Variations de tailles des différents stades postembryonnaires et des adultes. Chaque point représente un animal, les rectangles représentent les femelles ovigères.

Source : MNHN, Paris

Caractères distinctifs du stade III. — Le péréionite 7 acquiert l'aspect adulte, sa chétotaxie se complète par les soies caudales ; le péréiopode 7 devient fonctionnel, mais se présente avec une chétotaxie incomplète (absence des épines tergale de l'ischion, et ventrale du propode). Tous les appendices céphaliques et thoraciques complètent leur chétotaxie, à l'exception des péréiopodes 7. Le pléopode I mâle se rapproche de la forme adulte, mais avec une chétotaxie non définitive ; le pléopode II mâle offre un endopodite court à pointe mousse. Le stade III de *M. marinus* correspond au prémâle de *Jaera marina* (Bocquet, 1953) qui caractérise « l'étape de prépuberté ».

La succession des trois stades post-embryonnaires précédemment décrits, se déroule d'une façon constante pour tous les individus que nous avons examinés au microscope (plusieurs milliers de jeunes), à quelques exceptions près. Nous avons rencontré une vingtaine à peine de jeunes mâles présentant des ébauches des pléopodes I, des pléopodes II de forme femelle, et les péréiopodes 7 caractéristiques du stade III. Ces individus de grande taille possédaient en outre 4 épines au palpe mandibulaire, et une chétotaxie complète au pléotelson.

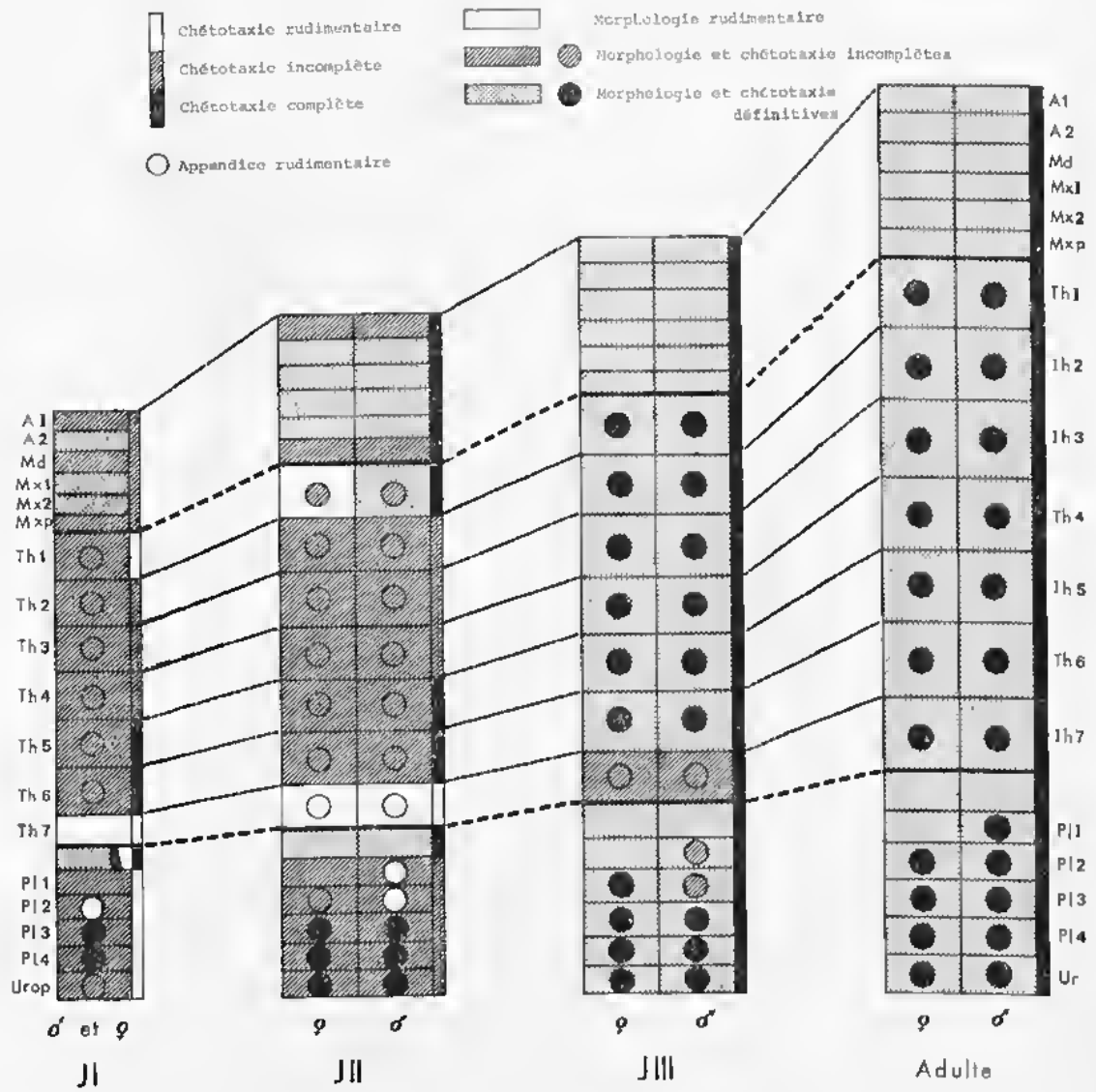


Fig. 33. — Représentation schématique résumée des caractères morphologiques et chétotaxiques de *M. marinus* au cours de chacun des stades postembryonnaires ; les cercles représentent les péréiopodes.

Au-delà du stade III, les étapes du développement deviennent difficiles à suivre, car on ne dispose plus d'aucun caractère morphologique précis pour déterminer les stades ultérieurs. La mue de puberté fait passer les jeunes mâles et femelles de stade III, ou prémâles, au stade IV qui est le stade adulte

Source : MNHN, Paris

dont les caractères morphologiques décrits précédemment restent désormais immuables. Cependant, si la maturité sexuelle semble atteinte par certains mâles dès le stade IV, cela n'est pas le cas général. Nous avons trouvé de très petits mâles (1,020 mm et même 0,937 mm) aux vésicules séminales bourrées de spermatozoïdes qui présentaient des spermatozoïdes déjà engagés le long de la gouttière médiane du pléopode I. Les mâles de petite taille représentent à peu près sûrement des mâles matures de stade IV. D'autres mâles ne parviennent à la maturité sexuelle qu'à une taille supérieure qui correspond sans doute au stade V.

Au-delà du stade III, les femelles ne subissent plus aucun changement morphologique. Les plus petites femelles ovigères mesurent I,I2 mm, et correspondent à des femelles de stade V, puisqu'une mue, la « mue parturiale » est nécessaire au moment de la formation du marsupium et de la ponte.

Le développement post-embryonnaire progresse en trois étapes : les stades I, II et III. Les jeunes de stade III donnent des adultes.

Chacun des stades peut être défini d'une manière très stricte ; stade I : absence de péréiopodes 7, aucune différenciation sexuelle (pléopode II de forme femelle) ; stade II : apparition des ébauches des péréiopodes 7 et des pléopodes 1 mâles ; stade III : les péréiopodes 7 deviennent fonctionnels, libération des pléopodes II mâles ; stade IV : stade adulte.

La succession chronologique de l'acquisition des ébauches des pléopodes mâles suscite une remarque intéressante qui concerne la dissociation entre la formation des pléopodes I et II. Cette remarque prendra toute sa valeur lorsque nous comparerons le développement de *M. marinus* avec celui de *Jaera marina* notamment.

4. CYCLE ANNUEL DE LA REPRODUCTION CHEZ *MICROCHARON MARINUS* A ARGELÈS-SUR-MER

Aucun travail n'a été fait, à notre connaissance, au sujet du cycle de reproduction du genre *Microcharon*.

a) L'étude suivie de la population d'Argelès-sur-Mer de *M. marinus* nous a permis de mettre en évidence le cycle reproducteur annuel de cette espèce. Le choix d'une année favorable à une telle étude a été particulièrement complexe, pour diverses raisons.

Les prélèvements effectués donnent un nombre d'animaux très variable, nombreux ou insuffisant pour obtenir des pourcentages, ou même nul, suivant les conditions météorologiques. Les périodes de Tramontane engendrent des tempêtes en mer et le déferlement des vagues sur la plage, ce qui rend impossible les excavations au pied de la dune. Lorsque celles-ci sont cependant possibles, la récolte fournit un nombre d'individus faible ou nul, car l'ensemble de la population a effectué une migration vers une zone plus stable et moins proche du rivage, sous la dune. Il en est de même pendant les tempêtes d'est fréquentes au printemps et en automne. L'année 1964-1965 s'annonçait propice à l'étude du cycle annuel, la station du Racou livrant assez régulièrement un nombre suffisant d'échantillons. Malheureusement, des travaux entrepris en novembre 1964 en amont de l'embouchure de la Massane, entre Argelès et le Racou nous apportèrent bien des déboires. Le creusement d'un grau artificiel à ce niveau entraîna la régression progressive de la lagune du Racou, et par suite, le colmatage progressif des interstices du sable de l'embouchure primitive de la Massane. Dans le même temps, la population de *Microcharon* s'amenuisait petit à petit, celle d'*Angeliera* devenait rapidement nulle, tandis que la population des Amphipodes *Bogidiella* se maintenait. Au cours de l'année 1965, la population de *Microcharon* disparut complètement, et aucun des prélèvements ultérieurs à janvier 1966 ne livra de *Microcharon*. La recherche de nouvelles stations s'avérait indispensable. Les travaux ayant abouti à la création d'un grau artificiel à Argelès, nous avons opté pour une station nouvelle au nord de cette nouvelle embouchure, qui avait le privilège d'être abritée des tempêtes d'est par une digue nouvellement construite. L'année 1966-1967 à Argelès s'est révélée la plus favorable à l'établissement du cycle reproducteur annuel de *M. marinus*.

Les prélèvements qui contenaient un nombre trop élevé d'individus entraînant des comptages et des mesures trop fastidieuses ont été seindés en lots identiques de I/3, I/4 ou I/5 de la population. Nous avons contrôlé plusieurs fois que chaque lot offrait le même pourcentage des différentes catégories d'animaux.

Nous avons recensé et mesuré au microscope tous les individus de chaque catégorie définie ci-dessous :

— femelles reproductrices : femelles gestantes et femelles présentant des oostégites vides ;
— femelles non reproductrices (grandes et jeunes femelles) ;
— mâles adultes ;
— jeunes de stade I ;
— jeunes de stade II ;
— jeunes de stade III.

Les « jeunes » femelles, ou femelles de petite taille issues des stades III, ont été groupées avec les femelles de grande taille, au sein de la catégorie des femelles non reproductrices.

Les tableaux I et II groupent les données numériques concernant chaque catégorie ainsi que les pourcentages correspondants.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1

Nombres et pourcentages des mâles, des femelles reproductrices et non reproductrices au cours de l'année 1966.

	NOMBRES					POURCENTAGES			
Dates	♂	♀	♀ non reprod.	♀ reprod.	Total ♂ + ♀	♂ / Total	♀ / Total	♀ reprod. / ♀ Total	♀ non reprod. / ♀ Total
27-1-1966	118	102	102	0	220	53,61	46,36	0	100
26-2-1966	4	5	5	0	9	44,44	55,55	0	100
14-4-1966	91	167	165	2	258	35,27	64,73	1,20	98,80
6-6-1966	155	153	95	58	308	50,32	49,67	37,91	62,09
13-6-1966	156	172	45	127	328	47,56	52,44	73,84	26,16
11-7-1966	19	5	5	0	24	Pourcentages sans signification 79,16	20,83	0	100
27-7-1966	411	331	323	8	742	55,39	44,61	2,41	97,58
23-8-1966	150	56	53	3	206	72,81	27,18	5,36	94,64
13-9-1966	60	20	19	1	80	75	25	5	95
10-10-1966	126	38	38	0	164	76,83	23,17	0	100
21-11-1966	47	140	140	0	187	25,13	74,87	0	100
12-12-1966	64	46	46	0	110	58,18	41,82	0	100

Source : MNHN, Paris

Nous avons mesuré le taux d'activité reproductrice de l'ensemble de la population aux variations de pourcentage des femelles reproductrices par rapport à l'ensemble des femelles. Ces variations sont représentées sur le graphique de la figure 34. Le taux des femelles gestantes, nul en début de saison, s'amorce en avril, croît en mai, présente un maximum en juin, puis tombe à un minimum en juillet. Le taux recommence à croître en août, puis retombe et s'annule définitivement en octobre. Ce second maximum est nettement plus faible que le premier.

Le premier maximum correspond aux grandes femelles de l'année précédente qui ont passé l'hiver, et aux plus grandes femelles de la génération d'été issues des jeunes de juillet de l'année précédente (1965) : l'interprétation de la répartition staturale de l'ensemble de la population (fig. 37) permet d'affirmer que le second maximum d'août correspond surtout aux femelles nées au cours de l'été de l'année précédente également, mais aux naissances de septembre (la répartition dimensionnelle des femelles le prouve : ce nouveau lot de femelles gestantes est nettement inférieur en taille à celui de juin) ; quelques grandes femelles de la génération mère précédente s'y ajoutent et également les femelles qui ne sont pas mortes après la mise bas de juillet et qui peuvent donner lieu à plusieurs portées successives (deux au maximum en un été, étant donné le temps d'incubation de deux mois environ, et la durée de la saison de reproduction).

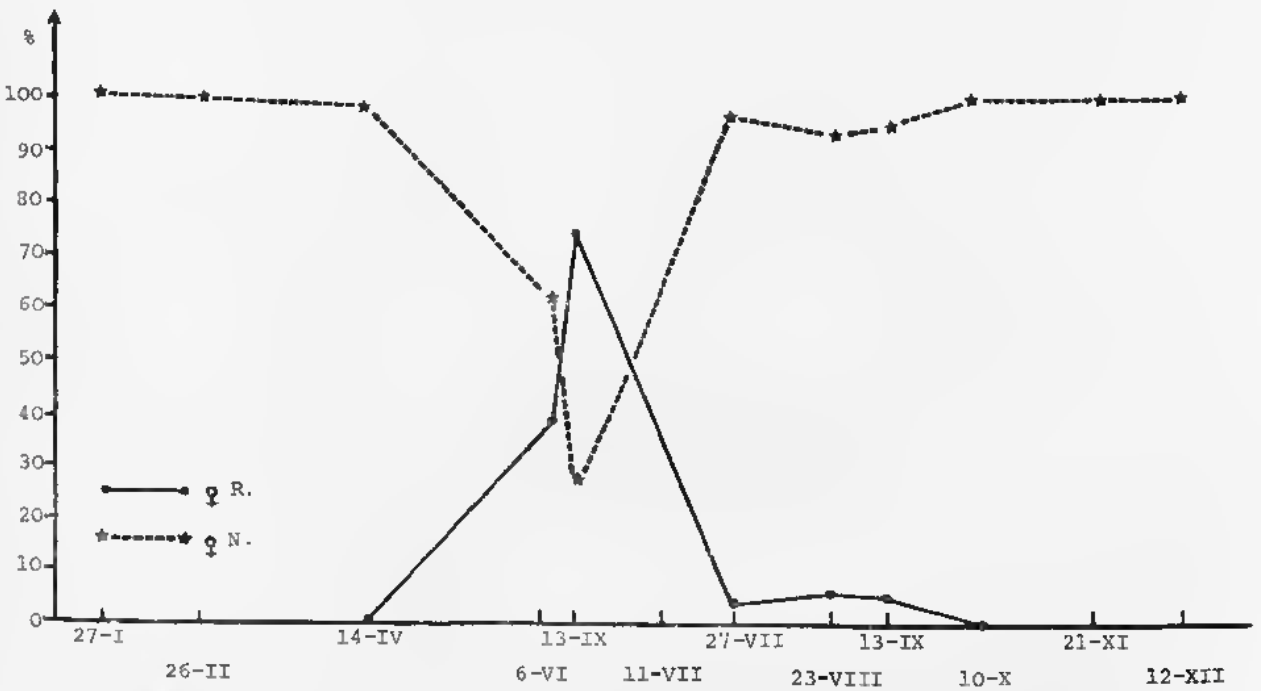


FIG. 34. — Représentation graphique de l'évolution du pourcentage des femelles ovigères de *M. marinus* (population d'Argelès-sur-Mer) par rapport à l'ensemble des femelles (1966).

Les pulsations rythmiques de l'activité reproductrice de la population traduisent sans doute un comportement homogène des femelles adultes de toute la population.

Il semble probable qu'une partie seulement des femelles offre deux portées consécutives, car le graphique de la figure 36 indique la disparition d'une partie des femelles en juillet-août (les histogrammes de taille (fig. 37) attestent également de la perte de spécimens de forte taille), à la suite de la naissance des jeunes. La parturition semble donc fatale à de nombreuses mères de forte taille. S'il y avait de nombreuses femelles à portées successives, chaque femelle effectuant une mue au moins entre chaque portée, le déroulement des portées consécutives s'accompagnerait d'une progression simultanée du rang de taille. Or la répartition dimensionnelle des femelles ovigères tend à prouver l'inverse et montre ce phénomène pour une proportion seulement des individus. Il est très probable que la plupart des femelles offrent deux ou trois portées au maximum au cours de leur vie : deux l'année suivant leur naissance, et une au début de la saison de reproduction de l'année suivante, cette dernière étant suivie en général du décès.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II

Nombres et pourcentages des mâles, femelles et jeunes de stades I, II, III au cours de l'année 1966

	NOMBRES						POURCENTAGES							
Dates	Total animaux	♂ adultes	♀ adultes	J I	J II	J III	J I / Total	J II / Total	J III / Total	♂ / Total	♀ / Total	J I / J. Total	J II / J. Total	J III / J. Total
27-1-1966	249	118	102	0	6	23	0	2,40	9,23	47,38	40,96	0	20,69	79,31
26-2-1966	9	4	5	0	0	0	0	0	0	44,44	55,50	0	0	0
14-4-1966	261	91	167	0	0	3	0	0	1,15	34,86	63,98	0	0	100
6-6-1966	310	155	153	2	0	0	0,6	0	0	50	49,3	100	0	0
13-6-1966	335	156	172	7	0	0	2,08	0	0	46,56	51,34	100	0	0
11-7-1966	43	19	5	16	3	0	37,2	6,9	0	44,1	11,6	84,21	15,78	0
27-7-1966	1 496	411	331	350	349	55	23,4	23,3	3,7	27,5	22,1	46,4	46,3	7,3
23-8-1966	442	150	56	109	77	50	24,66	17,42	11,31	33,93	12,66	46,18	32,62	21,18
13-9-1966	324	60	20	151	69	24	46,60	22	7,41	18,51	6,17	61,88	28,28	9,83
10-10-1966	317	126	38	55	51	47	17,35	16,08	14,83	39,74	11,99	35,95	33,33	30,72
21-11-1966	211	47	140	5	5	14	2,37	2,37	6,63	22,27	66,35	20,83	20,83	58,23
12-12-1966	139	64	46	1	8	20	0,72	5,75	14,38	46,04	33,09	3,45	27,59	68,96

Source : MNHN, Paris

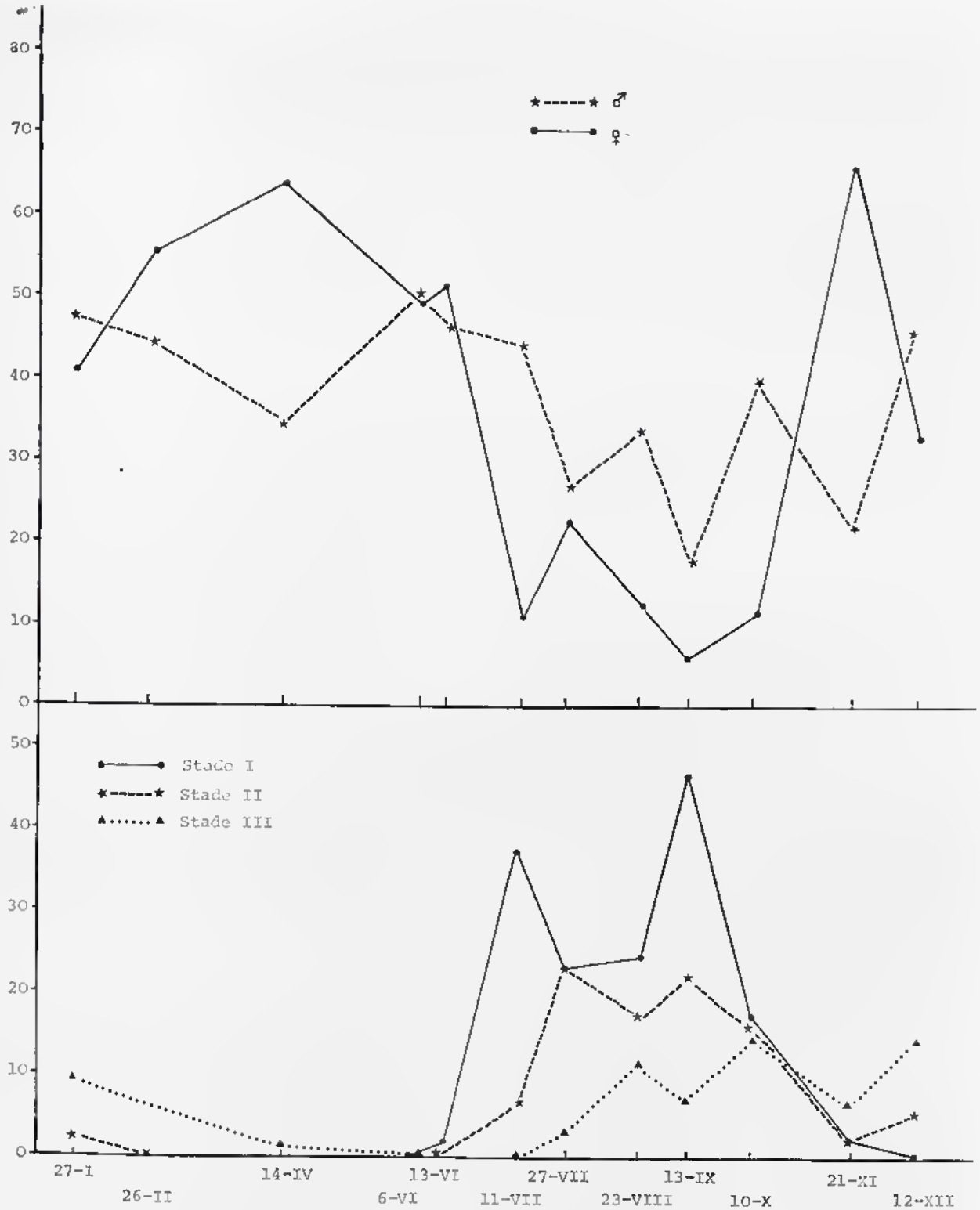


FIG. 35. — Représentation graphique de l'évolution du pourcentage des jeunes de stades I, II et III, des mâles et des femelles par rapport à l'ensemble de la population de *M. marinus* (année 1966, Argelès-sur-Mer).

Conclusions. — La saison de reproduction est donc nettement limitée à la période de l'été (avril à septembre), qui coïncide en outre avec l'élévation de température estivale de l'eau interstitielle; elle débute brusquement en avril : ce sont les plus grands individus de la population femelle qui se

Source : MNHN, Paris

reproduisent les premiers, tandis que le stock des jeunes femelles va en s'appauvrissant régulièrement de mars à août : en août, de nombreuses femelles de cette génération, plus petites, se reproduisent à leur tour, en même temps que le reste des femelles de la génération précédente. Les observations des années 1963, 1964, 1965 et 1967 permettent d'aboutir aux mêmes conclusions.

Par ailleurs, les variations des pourcentages des stades I, II et III, au cours de la même année permettent de suivre le déroulement du développement des jeunes *Microcharon*, et donnent des renseignements sur la durée de chaque stade.

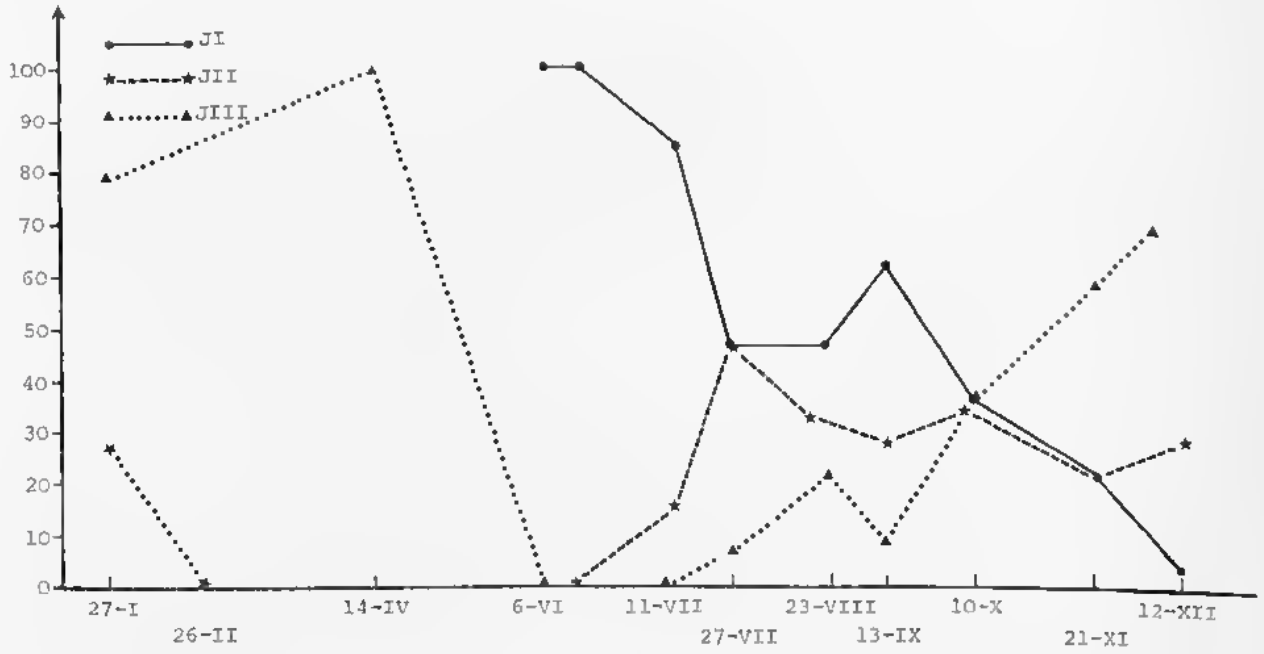


FIG. 36. — Représentation graphique de l'évolution du pourcentage des jeunes de chaque stade I, II et III de *M. marinus* par rapport au nombre total de jeunes (année 1966, Argelès-sur-Mer).

Tout d'abord, il est possible de constater que les premiers jeunes se libèrent de l'enveloppe marsupiale début juin, c'est-à-dire juste deux mois après l'apparition des toutes premières femelles ovigères. La vie intra-marsupiale apparaît donc voisine de deux mois. En 1967, les premières femelles gestantes sont décelées en avril, et les premières naissances ont également lieu en juin. On peut aussi constater en superposant les graphiques des variations de pourcentages des femelles reproductrices et des jeunes, qu'à chaque maximum du taux de femelles reproductrices succède un maximum du taux des jeunes de stade I.

Les naissances les plus abondantes se situent en juillet et en septembre. En même temps que le taux des jeunes augmente, le taux des mâles et des femelles diminue (fig. 36).

Les premiers individus du stade II apparaissent vers la mi-juin. A chaque maximum du taux des jeunes I correspond un maximum du taux de jeunes II le mois suivant. Les jeunes III apparaissent à la mi-juillet, et la courbe des variations du taux des jeunes III évolue parallèlement aux courbes des taux des jeunes I et II, chacune des courbes étant décalée d'un mois environ vers la droite. Il semble donc que la durée approximative de chacun des trois stades post-embryonnaires, en été, soit voisine d'un mois (le développement est peut-être plus lent en hiver pour les derniers nés d'octobre-novembre). Les derniers jeunes de stade I sont tous devenus des stades II en décembre, et des stades III en février et mars. Les derniers stades III deviennent de jeunes adultes en juillet, capables de se reproduire à la fin de l'été pour les femelles et sans doute dès le début de l'été pour les mâles.

La courbe des variations du taux des mâles et des femelles par rapport à l'ensemble de la population montre que les taux les plus importants se remarquent au printemps, c'est-à-dire au moment de la reprise de l'activité reproductrice. Le taux baisse fortement en été, particulièrement celui des femelles, alors que celui des jeunes croît conjointement. Une partie des parents mâles et femelles disparaissent à la suite de leur période reproductrice. L'accouplement serait donc une phase critique

Source : MNHN, Paris

pour les mâles, tandis que la parturition serait fatale pour une certaine proportion des femelles : le taux des femelles baisse davantage que celui des mâles. Le taux des mâles et des femelles remonte ensuite en fin de saison avec quelques fluctuations, marquant l'apport de la nouvelle génération fille (fig. 36).

b) **Variations au cours d'un cycle annuel de la taille dans la population de** *Microcharon marinus*.

Afin d'analyser la répartition des tailles pendant le cycle annuel de *M. marinus*, nous avons procédé à des mesures systématiques de tous les animaux récoltés chaque mois. Chaque prélèvement dont le nombre était trop grand pour envisager de mesurer tous les individus a été scindé en lots de 300 animaux environ. Chaque individu est mesuré en extension, entre le bord frontal du céphalon et le bord caudal du pléotelson. Ces mesures ont été effectuées au micromètre oculaire, au microscope. Elles sont ensuite réparties de 50 μ en 50 μ, en 18 classes de taille allant de 650 μ à 1 550 μ.

Tailles	650 μ	—	700 μ	—	750 μ	—	800 μ	—	850 μ	—	900 μ	—	950 μ —
Classes ...	.	1	.	2	.	3	.	4	.	5	.	6	.

Tailles	950 μ	—	1 000 μ	—	1 050 μ	—	1 100 μ	—	1 150 μ	—	1 200 μ	—	
Classes ...	.	7	.	8	.	9	.	10	.	1	.		

Tailles	1 200 μ	—	1 250 μ	—	1 300 μ	—	1 350 μ	—	1 400 μ	—	1 450 μ	—	
Classes ...	.	12	.	13	.	14	.	15	.	16	.		

Tailles	1 450 μ	—	1 500 μ	—	1 550 μ	—
Classes ...	.	17	.	18	.	

Les histogrammes sont établis en portant en abcisses les classes de taille, et en ordonnées le pourcentage des animaux correspondants à chacune de ces classes de tailles.

Les mois de mars et de mai ne sont pas représentés par des histogrammes, les prélèvements étant rendus impossibles par suite de tempêtes en mer (« temps d'est », et longues périodes de Tramontane).

Les histogrammes font apparaître deux générations successives ; la génération mère G1 et la génération fille G2 qui apparaît le 6 juin.

Le 27 janvier 1966, l'histogramme est bimodal : un premier mode, A, se situe dans la classe 6 (900 à 950 μ) et correspond aux jeunes de stade III qui n'ont pas encore achevé leur développement post-embryonnaire ; le second mode, B, se situe dans 10 (1 100 μ à 1 150 μ) : ce sont les jeunes mâles et femelles provenant de la génération fille de l'année 1965, et qui vont constituer la génération mère de l'année 1966 (septembre). Les classes de tailles 14, 15, 16, 17 et 18 représentent les grandes femelles de la génération mère de l'année précédente, et du début de la génération fille de 1965.

Le 26 février 1966, le prélèvement effectué à la suite d'une période de Tramontane et dans de mauvaises conditions (mer déferlant jusqu'au pied de la dune) ne comporte que quelques individus des classes 9, 10, 11 et 12.

Le 14 avril 1966, le mode A a disparu, ainsi que les représentants des classes 5 à 7, ce qui correspond à la croissance des stades III devenus de jeunes adultes ; le mode B persiste donc et correspond aux jeunes femelles et aux mâles jeunes et adultes, tandis que les grandes femelles adultes prêtes à pondre occupent les classes de taille 11 à 18 qui ont gagné des représentants.

Le 6 juin 1966, apparition de la génération fille G2 dans les classes de taille 2 et 3 (700 à 800 μ) : elle est faiblement représentée, car peu de jeunes ont éclos. Le mode B régresse de la classe 10 à la classe 9 : ce qui s'explique par la perte de nombreux représentants dans la classe 8 correspondant à la croissance des jeunes mâles devenant adultes. Toutes les femelles se situent dans les classes 11 à 16, et la plupart d'entre elles sont ovigères et dessinent deux modes principaux dans les classes 12 et 14.

Le 13 juin 1966, les classes 1, 2 et 3 sont encore peu représentées car les naissances des jeunes sont encore rares. De nombreux individus de la classe 9 sont passés dans la classe 10. L'ensemble de l'histogramme se déplace par roulement vers la droite, traduisant la croissance des mâles et des femelles. On trouve un premier mode dans la classe 10 (qui correspond aux mâles adultes de 1 100 à 1 150 μ) et un second mode dans la classe 14 (1 300 à 1 350 μ) engendré par les femelles reproductrices surtout et quelques grandes femelles non reproductrices.

Le 27 juillet 1966, la naissance de la génération fille se poursuit et donne de l'importance aux aux classes 1, 2, 3 et 4, et la croissance des premiers-nés de juin apporte des représentants aux clas-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU III

Nombre d'individus de *Microcharon marinus* dans les différentes classes de tailles

Classes de taille / Dates	Total animaux mesurés	650	700	750	800	850	900	950	1000	1050	1100	1150	1200	1250	1300	1350	1400	1450	1500	1550
27-1-1966	226	0	0	0	0	3	6	4	27	63	65	27	15	13	1	1	1	0	0	
26-2-1966	8									3	2	1	2							
14-4-1966	242	0	0	0	0	0	0	0	13	43	63	39	20	23	23	8	4	4	2	
6-6-1966	282	0	1	1	0	0	0	0	10	57	55	37	43	33	37	5	3	0	0	
13-6-1966	322	1	5	1	0	0	0	0	4	24	62	49	46	44	52	20	7	4	3	
11-7-1966	41	1	12	4	0	2	0	0	3	5	8	4	1	0	0	0	0	1	0	
27-7-1966	356	2	24	46	29	41	23	4	7	21	51	45	18	16	12	10	3	2	2	
23-8-1966	415	2	32	69	34	33	24	14	21	44	77	35	14	5	9	1	0	1	0	
13-9-1966	309	1	15	72	59	28	28	9	16	16	24	18	11	6	4	0	0	2	0	
10-10-1966	287	2	20	13	30	22	17	14	24	23	44	21	23	20	11	3	0	0	0	
21-11-1966	198	1	0	1	4	0	4	1	7	13	13	16	24	36	37	24	12	4	1	
12-12-1966	123	0	0	1	1	1	4	4	8	19	27	14	24	6	8	5	1	0	0	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IV

Pourcentage des individus de *Microcharon marinus* dans les différentes classes de tailles

Classes de tailles	650	700	750	800	850	900	950	1000	1050	1100	1150	1200	1250	1300	1350	1400	1450	1500	1550
Dates																			
27-1-1966	0	0	0	0	1,3	2,65	1,76	11,94	27,87	28,76	11,94	6,63	5,75	0,4	0,4	0,4	0	0	
26-2-1966									37	25	12	25							
11-4-1966	0	0	0	0	0	0	0	5,37	17,76	26,03	16,11	8,26	9,50	9,50	3,30	1,63	1,63	0,8	
6-6-1966	0	0,3	0,3	0	0	0	0	3,5	20,2	19,5	13,1	15,2	11,7	13,1	1,7	1	0	0	
13-6-1966	0,3	1,5	0,3	0	0	0	0	1,2	7,4	19,2	15,2	14,2	13,6	16,1	6,2	2,1	1,2	0,9	
11-7-1966	2,4	29,2	9,7	0	4,8	0	0	7,3	12,1	19,5	9,7	2,4	0	0	0	0	2,4		
27-7-1966	0,56	6,74	12,92	8,14	11,51	6,46	1,12	1,96	5,89	14,32	12,64	5,05	4,49	3,37	2,80	0,84	0,56	0,56	
23-8-1966	0,48	7,71	16,62	8,19	7,95	5,78	3,37	5,06	10,66	18,55	8,43	3,37	1,20	2,16	0,24	0	0,24	0	
13-9-1966	0,32	4,85	23,30	19,09	9,06	9,06	2,91	5,17	5,17	7,76	5,82	3,55	1,94	1,29	0	0	0,64	0	
10-10-1966	0,69	6,96	4,52	10,45	7,66	5,92	4,87	8,36	8,01	15,33	7,31	8,01	6,96	3,83	1,04	0	0	0	
21-11-1966	0,5	0	0,5	2,02	0	2,02	0,5	3,53	6,56	6,56	8,08	12,12	18,18	18,68	12,12	6,06	2,02	0,5	
12-12-1966	0	0	0,81	0,81	0,81	3,25	3,25	6,50	15,44	21,95	11,38	19,51	4,87	60,5	4,06	0,81	0	0	

Source : MNHN, Paris

ses successives vers la droite : 4, 5 et 6. On peut distinguer deux modes dans cette génération fille : un premier mode dans la classe 3 qui correspond à la majorité des jeunes de stade I, et un second mode dans la classe 5 (stades II issus des jeunes I de juin). Tandis que la génération fille évolue, simultanément, la génération mère perd des spécimens dans toutes les classes de taille élevée, 12, 13, 14, 15, ce qui traduit probablement le décès d'une partie des femelles après la mise bas, ainsi que de quelques mâles de forte taille.

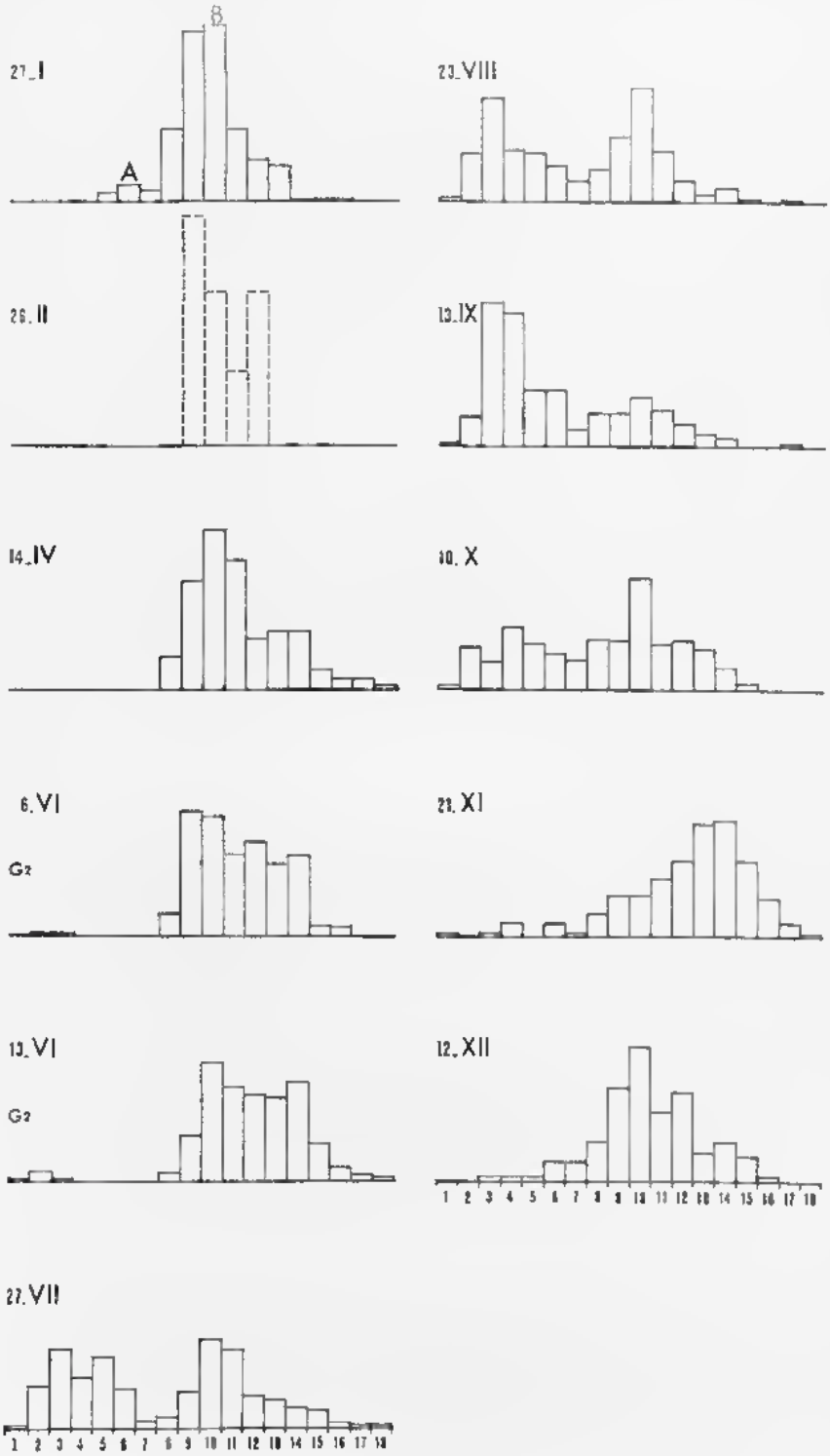


FIG. 37. — Répartition des tailles des individus de *M. marinus* récoltés dans la même population d'Argelès-sur-Mer au cours de l'année 1966.

Source : MNHN, Paris

Le 23 août 1966, la génération fille continue à évoluer de façon homogène et commence à donner des représentants dans les classes 7 et 8 ; en même temps que de nouvelles naissances se produisent (classes 1, 2 et 3). Les deux générations fille et mère commencent à s'enchevêtrer. Les classes de grandes tailles continuent à perdre de leurs représentants, qui sont relayés par des mâles et des femelles plus jeunes.

Le 13 septembre 1966, de nouvelles naissances ont lieu, provoquant le maintien des classes inférieures, et la croissance de la génération fille se traduit par le gain de classes successives (6, 7, 8 et 9) vers la droite de l'histogramme. La génération mère parallèlement continue de perdre des individus des deux sexes.

Le 10 octobre 1966, l'arrêt de l'activité reproductrice se traduit par la diminution de représentants dans les petites classes. La génération fille acquiert des représentants dans les classes 9 et I0, tandis que les individus restants de la génération mère se situent dans les classes I0, I1 et suivantes.

Le 21 novembre 1966, les petites classes tendent à disparaître au bénéfice des classes moyennes. Un lot de grandes femelles et de grands mâles s'est différencié (classes 12, 13, 14, 15), issu de la génération mère, et qui achèvent leur croissance.

Le 21 décembre 1966, disparition complète des représentants des classes de petite taille. Une partie de la génération G 2 a atteint le stade « jeune adulte » des classes 9, I0, I1, 12. L'autre partie garnit les classes 3 à 8 ; un nouveau mode s'inscrit dans la classe I0 (jeunes mâles et jeunes femelles de G 2). Les individus restants de la génération mère G I se situent dans les classes supérieures (12 à I6). Le second mode de la classe 12 souligne la superposition des deux générations. L'histogramme se rapproche de celui de janvier. En janvier de l'année suivante, l'ensemble de la population dessine un histogramme analogue à celui de l'année précédente.

L'analyse par histogrammes de la répartition des tailles indique donc, au cours des mois successifs, l'enchaînement des générations successives de la population, et apporte des renseignements complémentaires sur la croissance, et en particulier la durée des différents stades jeunes. Elle fournit en outre la certitude que la génération mère (G 1) de 1966 donne naissance aux reproducteurs de l'année 1967, auxquels s'ajoutent des individus âgés de l'année précédente (G 1, 1966).

Conclusions. — Les résultats numériques relatifs des différentes catégories de *M. marinus* et les histogrammes de répartition dimensionnelle conduisent à l'interprétation suivante : il est permis d'affirmer que *M. marinus* présente un cycle de reproduction annuel et saisonnier. Chaque génération fille d'été procrée l'année suivant sa naissance : les premiers-nés de juin ainsi que les femelles ayant passé l'hiver se reproduisent les premiers, à partir d'avril. Les derniers-nés de septembre-octobre se reproduisent à la fin de l'été de l'année suivante. Une partie des mâles et des femelles disparaissent après la période de reproduction. La durée de la période de développement intramarsupial est de deux mois environ, tandis que chaque stade post-embryonnaire I, II et III ne semble pas dépasser un mois.

Après avoir envisagé les principaux évènements de la vie de *M. marinus*, forme littorale d'eau saumâtre, nous allons confronter les données acquises avec quelques aspects de la vie de plusieurs espèces de *Microcharon* vivant en eau douce.

B. — ÉTUDE DE QUELQUES ESPÈCES DULÇAQUICOLES

I. — Microcharon angelieri

M. angelieri fréquente la nappe phréatique profonde (7 à 8 m environ sous la surface du sol) du Tech (Pyrénées-Orientales) accessible par les puits tubés munis de pompes, décrits dans le chapitre relatif au matériel et aux méthodes, ainsi que l'eau interstitielle des plages du lit du fleuve. Nous avons trouvé l'espèce également dans la nappe phréatique profonde de la Baillaurie à Banyuls-sur-Mer, et en amont de la ville. *M. angelieri* semble mieux s'accommoder des conditions granulométriques de la nappe profonde que de celles des plages superficielles dont les sables à composition plus grossière, sont mêlés à des graviers abondants. Nous récoltons en effet *M. angelieri* de façon plus régulière par pompage que par sondage, pendant une même période de stabilité des plages. Il est vraisemblable aussi que *M. angelieri* se trouve en butte à une grande instabilité dans les plages de surface, en raison même de la durée plus ou moins brève des plages soumises aux variations du débit du fleuve et aux variations de températures journalières et annuelles. L'habitat de *M. angelieri* se caractérise, en profondeur, par une plus grande stabilité thermique et structurale.

Source : MNHN, Paris

Espèce dulçaquicole, *M. angelieri* vit dans le cours souterrain de la Baillaurie, aussi bien à 3 km de la mer où l'eau reste constamment douce, qu'à proximité de l'embouchure (200 m du rivage marin) là où la nappe souterraine est en relation directe avec « l'inféroflux » ; à la suite de la saison sèche, lorsque la nappe phréatique devient très basse, celle-ci voit s'élever son taux de ClNa provenant de la mer, de sorte que l'eau devient légèrement saumâtre. *M. angelieri* a été recueilli dans ces conditions à l'état jeune et adulte. *M. angelieri* est donc légèrement euryhalin. Est-ce là un souvenir d'une euryhalinité originelle plus marquée ?

M. angelieri se nourrit du limon argileux rouge brique comme en attestent la teinte et le contenu de son tube digestif.

1. REPRODUCTION

a) L'adulte.

L'espèce a été décrite en 1962 (Coineau). L'adulte mesure entre 0,88 et 1,35 mm. Les segments du péréion sont plus longs que larges, et les échancrures qui les amputent de leurs angles rostraux (Th 1, 2, 3, 4) et de leurs angles postérieurs (Th 5, 6, 7) rappellent celles de *M. marinus* (fig. 39). Le pléotelson est le plus long segment du corps. La chétotaxie de tous les segments est notée sur les figures 39 et 40.

Les antennes I comptent 6 articles, ce nombre étant caractéristique des espèces dulçaquicoles et saumâtres. La grande soie pennée apicale du second article atteint la base du cinquième article. On trouve, comme chez *M. marinus*, un bâtonnet hyalin apical au 5e article, et un autre plus long et terminal.

Le palpe de la mandibule, triarticulé, ne porte que 3 épines sur l'ultime article. L'endite des maxillipèdes offre les 2 crochets habituels à son bord interne ; l'ornementation du palpe ne se différencie pas de celui de *M. marinus* : (1,1 – 2,0 – 3,1 – 4 – 6).

Les péréiopodes s'insèrent dorso-latéralement ; ils sont plus grêles que ceux de *M. marinus*, en raison de l'absence de protubérance au basis, de l'allongement de tous les articles, et de la grande longueur des griffes. L'ischion est muni d'une épine sur la crête tergale, et d'une soie opposée ; le propode ne possède pas d'épine médiane sur la crête sternale. La griffe principale du dactyle est relativement longue. P 7 est égal ou plus long que P 6. Le pléopode II femelle, très arrondi, presque aussi large que long, reste glabre.

Le pléopode I mâle, plus massif que celui de *M. marinus*, offre 2 soies au niveau du dernier quart distal, 2 soies subdistales, et 2 soies distales. Le sympode du pléopode II mâle adopte une forme générale d'œuf, oblongue ; l'endopodite se termine par un stylet longuement acéré qui s'achève bien au-delà du sympode (fig. 41).

b) Dimorphisme. Caractères sexuels primaires et secondaires.

Caractères sexuels secondaires.

Taille. — Comme chez *M. marinus*, le mâle offre une taille plus réduite que la femelle (mâle : 1,078 mm en moyenne ; femelle : 1,149 mm en moyenne). Les mâles sont aussi légèrement plus étroits que les femelles (largeur voisine de 98 μ chez le mâle, de 106 μ chez la femelle).

Aucun caractère sexuel ne se remarque sur les antennes I.

Caractères sexuels primaires.

— *Caractères sexuels primaires permanents.*

Ce sont tout d'abord les petites apophyses génitales du mâle situées à la limite caudale et ventrale du 7e péréionite. Puis les pléopodes I du mâle bâtis sur le même schéma que ceux de *M. marinus*, avec leur gouttière longitudinale médiane et les deux rainures symétriques subdistales circulant entre l'extrémité de la gouttière et les extrémités distales externes du pléopode. Les pléopodes II mâles, qui constituent l'appendice copulateur proprement dit, sont munis d'un très long stylet copulateur.

Aucun caractère sexuel ne se manifeste sur les péréiopodes.

— *Caractères sexuels temporaires chez la femelle.*

Ce sont les oostégites qui délimitent le marsupium chez les femelles ovigères.

Ces organes n'ont pu être observés que sur de rares individus extraits par la méthode des sondages. En effet, les pompages mutilent les animaux au point de les amputer, non seulement de la plupart de leurs appendices, mais aussi des oostégites des femelles incubantes. Les pompages effectués plusieurs années durant n'ont livré que 5 ou 6 femelles gestantes dépourvues de leurs oostégites (celles-ci sont facilement reconnaissables grâce à leur profil particulier analogue à celui des femelles ovigères de *M. marinus*).

Les lamelles incubatrices sont minces et transparentes comme chez *M. marinus*, non soutenues par un axe chitineux ; le mésenchyme vivant persiste aussi uniquement à la base de chaque lame marsupiale, laissant près de l'insertion une zone moins transparente. Le marsupium se compose, chez cette espèce également, de 3 paires de ces lames incubatrices insérées sur la coxa des péréiopodes 2, 3 et 4. Aucune différence dans la disposition des pièces n'est à noter par rapport à *M. marinus*,

Source : MNHN, Paris

et les oostégites 1 viennent aussi s'appuyer contre la protubérance ventrale du 1er segment thoracique tandis que la dernière paire clot la dépression ventrale au niveau du 5e péréionite.

c) **Organes reproducteurs.**

Les observations par transparence tendent à montrer que les ovaires et les gonades mâles offrent le même aspect que chez *M. marinus*. Les 2 vésicules séminales des mâles sont particulièrement bien visibles, suivies des canaux déférents qui aboutissent aux 2 courts pénis médians. Les femelles prêtes à pondre se remarquent par l'opacité de la partie antérieure de leur péréion dont la cavité est presque entièrement remplie par les ovocytes riches en vitellus.

Nous n'avons observé ni la ponte, ni l'accouplement.

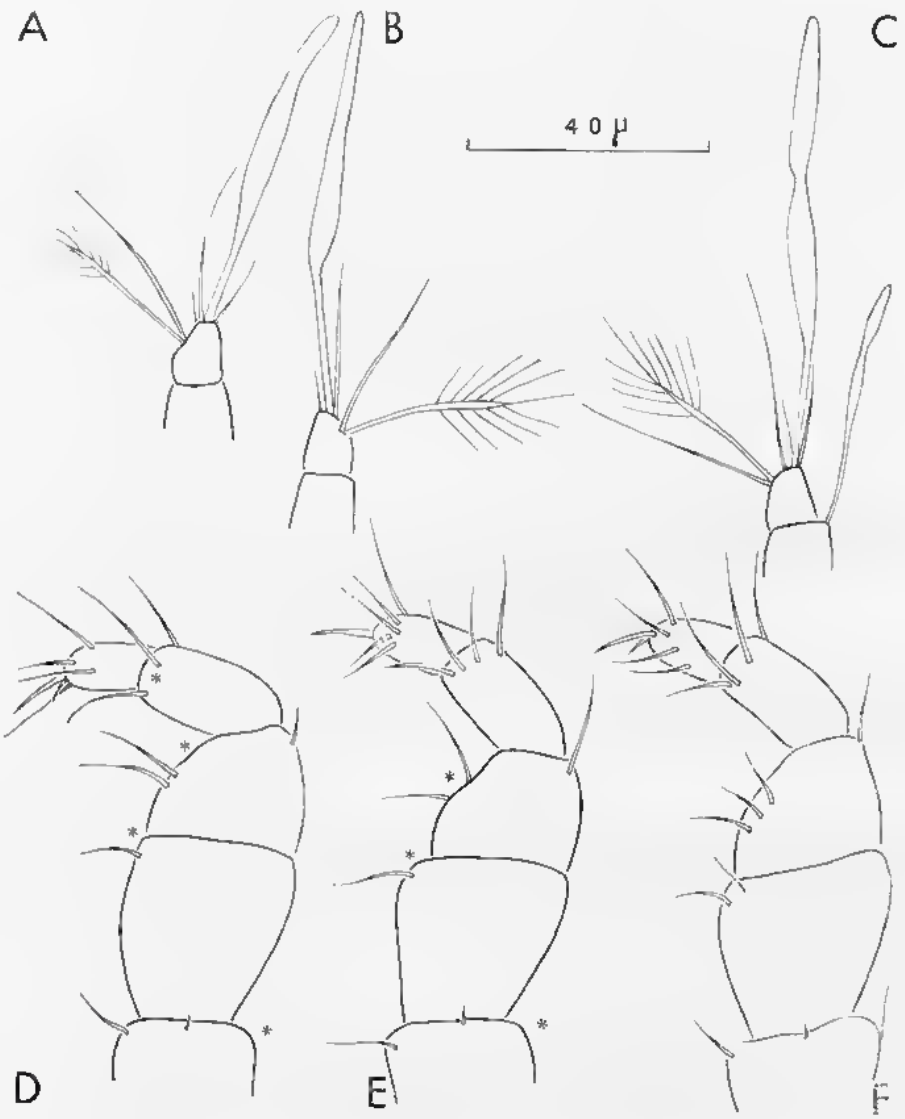


FIG. 38. — *Microcharon angelieri*, développement post-embryonnaire. Antenne I : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III. Palpe du maxillipède : D, stade I ; E, stade II ; F, stade III.

d) **Femelle incubatrice.**

Les rares femelles ovigères que nous avons pu récolter présentent un habitus tout à fait semblable à celui des femelles ovigères de *M. marinus*. Une dépression creuse la largeur de la face ventrale le long des segments 1, 2, 3, 4 et 5, de sorte qu'une femelle qui vient de pondre peut être décelée,

Source : MNHN, Paris

même sans la présence des oostégites supprimés par les récoltes trop brutales. Le renflement ventral du 1er péréionite, qui précède la dépression, est toutefois moins accusé que chez *M. marinus*.

Œufs.

M. angelieri dépose aussi 2 œufs de forte taille dans le marsupium ; leurs caractères reproduisent exactement ceux de *M. marinus*. Leur développement n'a pu être suivi, étant donné le peu d'exemplaires que nous avons pu nous procurer. Aucun embryon n'a été capturé.

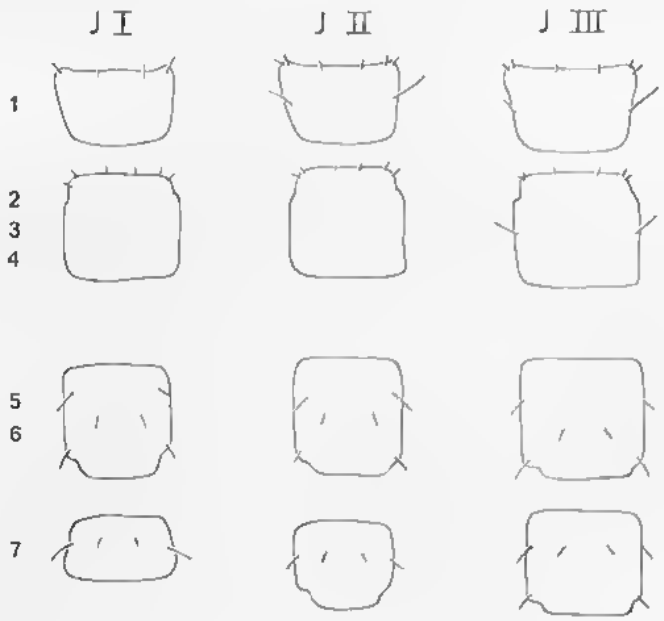


FIG. 39. — *Microcharon angelieri*. Tableau schématique de l'évolution chétotaxique des segments du péréion au cours du développement post-embryonnaire.

2. DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Il suit le cours exact de celui de *M. marinus*. Nous ne précisons, et ne figurons donc que les critères distinctifs de chacun des stades successifs.

a) **Stade I.**

Le jeune mesure entre 0,661 et 0,867 mm (taille moyenne : 0,782 mm). Son habitus signale tout de suite le grand développement du céphalon par rapport au reste du corps. Le 7e segment du péréion est réduit et démuni de péréiopodes. La chétotaxie de chaque segment est représentée sur les figures 39 et 40.

Les antennes I, dépourvues du bâtonnet hyalin du 5e segment, appellent les mêmes remarques que celles de *M. marinus* (fig. 38).

On ne trouve qu'un seul crochet au bord interne de l'endite des maxillipèdes. Le palpe offre une chétotaxie très incomplète où l'on remarque l'absence d'une soie aux articles 1, 2, 3 et 4. La formule s'établit donc ainsi : (1,0 – 1,0 – 2,1 – 3 – 6) (fig. 38).

Quant aux péréiopodes, ils sont au nombre de 6. La principale différence avec l'adulte, mise à part la taille plus petite, consiste en l'absence de l'épine de la crête tergale sur tous les péréiopodes (fig. 40). Seul le pléopode II est présent, avec l'aspect femelle, chez tous les jeunes de stade I ; le sexe n'est pas encore différencié (fig. 41).

b) **Stade II.**

La taille s'accroit quelque peu et varie entre 0,769 et 0,975 mm. Le 7e péréionite s'allonge, et acquiert l'ébauche des péréiopodes 7. Sur le péréionite 1 apparaissent les soies rostrales 2 et les soies

Source : MNHN, Paris

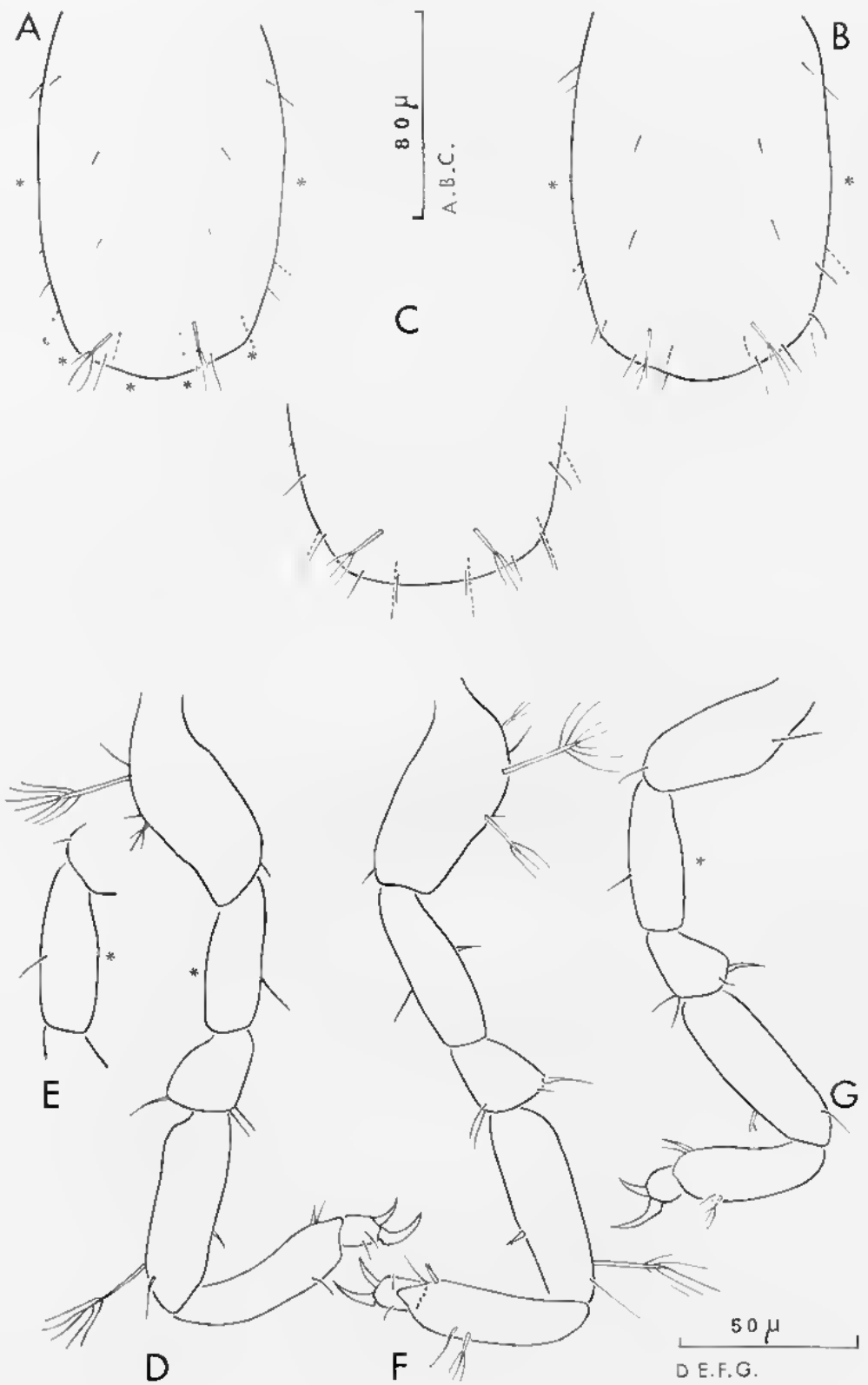


Fig. 40. — *M. angelieri*, développement post-embryonnaire. Pléotelson en face dorsale : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III. Péréiopodes : D, P 6, stade I ; E, ischion de P 6, stade II ; F, P 6 stade III ; G, P 7, stade III.

Source : MNHN, Paris

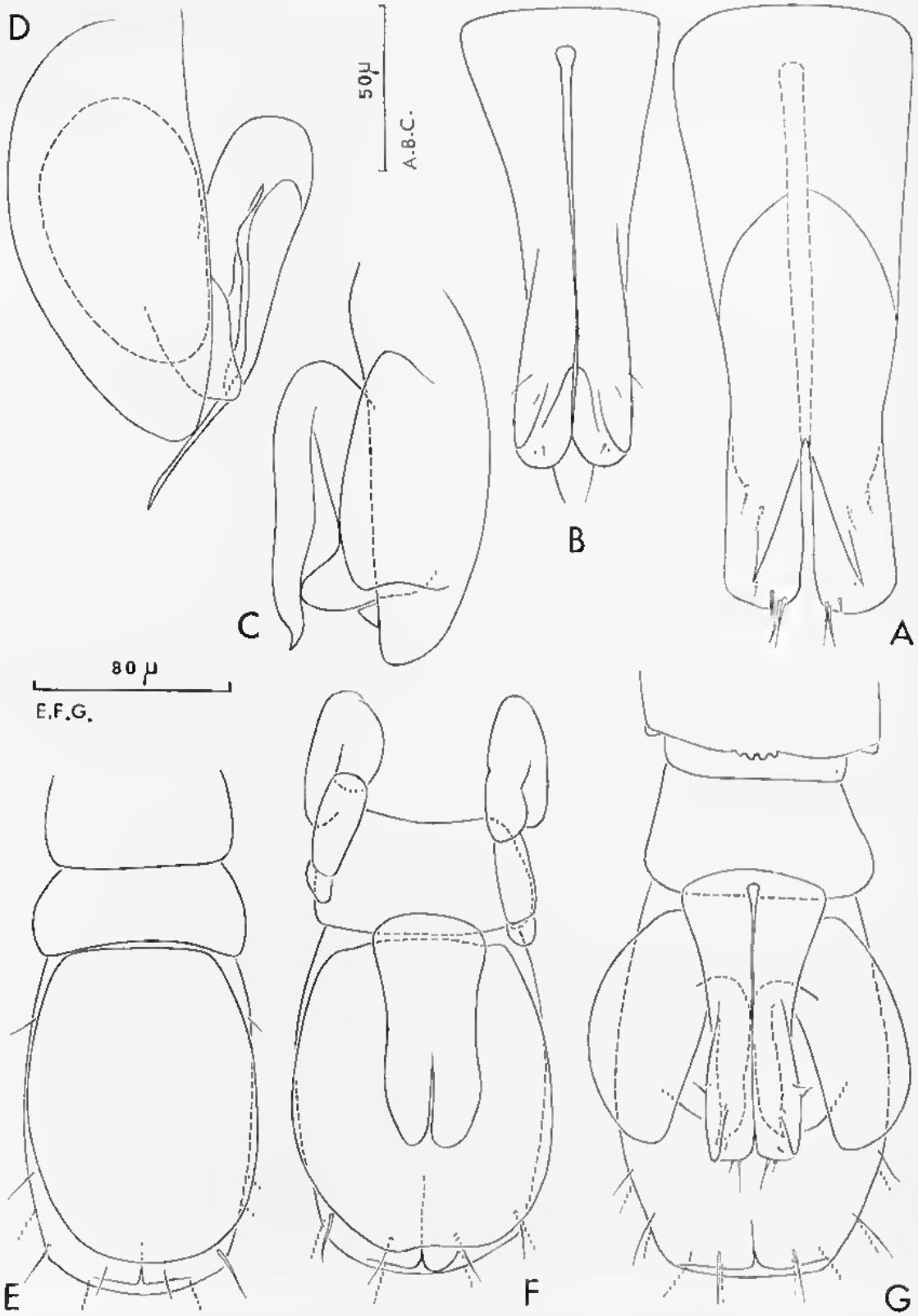


FIG. 41. — *M. angelieri*. A, pléopode I mâle adulte ; B, même pléopode, stade III ; C, pléopode II mâle, stade III ; D, même pléopode, adulte. Pléotelson en face ventrale : E, stade I, F, stade II ; G, stade III.

Source : MNHN, Paris

pleurales. Aucun changement chétotaxique ne se produit sur les segments suivants. L'ornementation du pléotelson se complète plus tôt que chez *M. marinus*, puisqu'il ne manque plus que les soies pleurales Tpl 3.

Les antennes II ne varient pas par rapport au stade précédent, si ce n'est en taille. Le palpe du maxillipède gagne seulement une soie à l'article 4 : (1,0 – 1,0 – 2,1 – 4 – 6) ; le second crochet apparaît sur l'endite. Aucun changement ne se manifeste sur les péréiopodes 1 à 6. Par contre, l'ébauche de P 7, apparaissant, caractérise le stade II ; elle se retourne ventralement vers la région postérieure du corps, tout comme chez *M. marinus* (fig. 41), et l'on peut y déceler des articulations plus ou moins nettes.

Le stade II est aussi marqué par l'apparition de la différenciation des sexes. La femelle ne subit aucune modification par rapport au stade I. Par contre, le mâle se distingue maintenant par la présence de l'ébauche du pléopode I, bilobé et glabre (fig. 41) ; il conserve le pléopode II de forme femelle situé au-dessons.

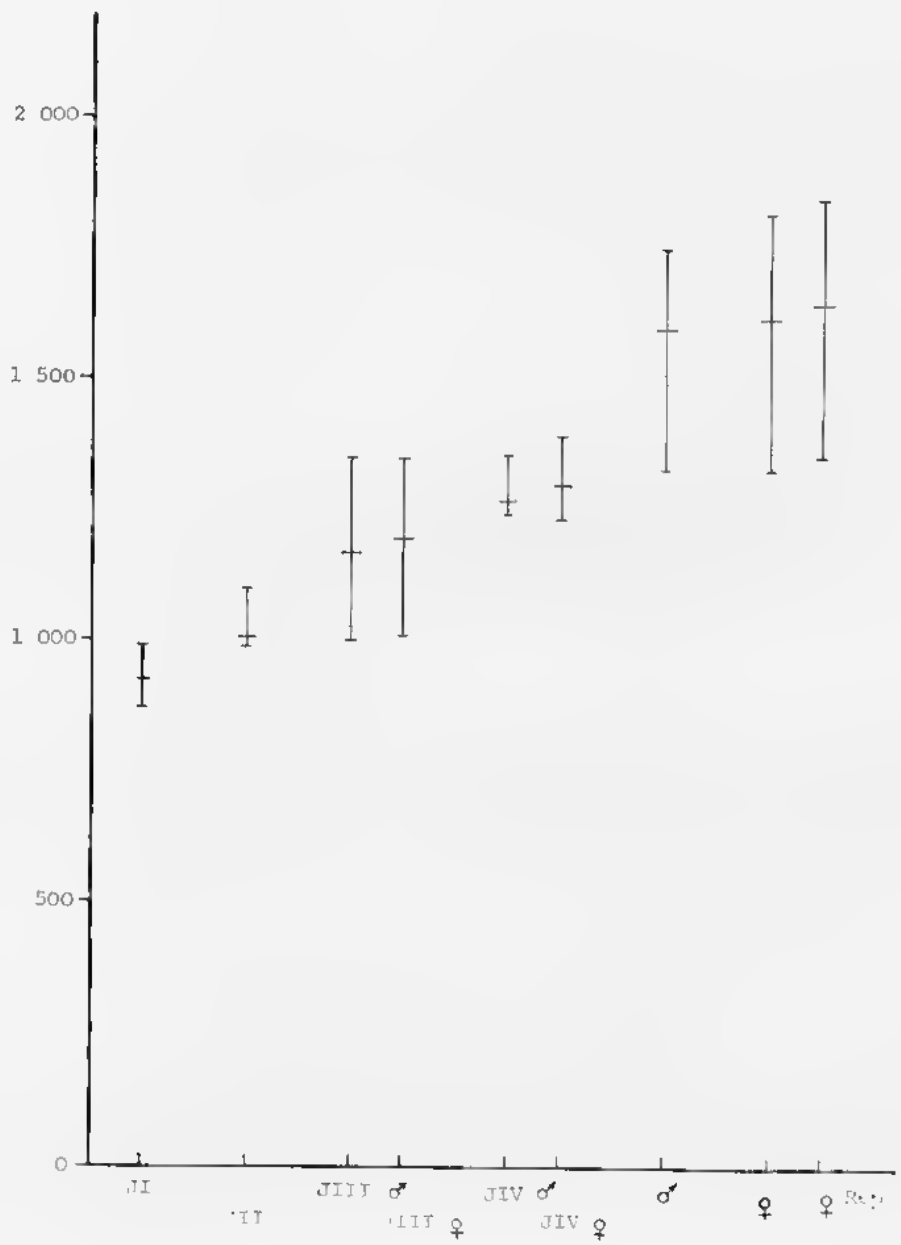


Fig. 42. — Variations de taille de *Microcharon angelieri* au cours des stades post-embryonnaires.

Source : MNHN, Paris

c) **Stade III.**

Les proportions sont voisines de celles de l'adulte. Une différence de taille se manifeste déjà entre le mâle (0,883 à 0,996 mm) et la femelle (0,845 à 1,013 mm).

Le péréionite 7 demeure un peu plus court que le précédent. Les péréiopodes 7 deviennent fonctionnels, mais restent plus courts que les péréiopodes 6. Notons l'apparition des soies pleurales aux segments 2, 3 et 4. La chétotaxie du pléotelson est maintenant complète.

Antennes I : le bâtonnet hyalin de l'avant-dernier article apparaît.

Les maxillipèdes offrent désormais la chétotaxie définitive sur le palpe. L'ensemble des pièces buccales a acquis la morphologie de l'adulte.

Le péréionite 7 acquiert les soies qui précèdent l'échancrure caudale, et ne subira plus de transformation jusqu'au stade adulte, seulement un peu plus grand. Les péréiopodes 1 à 6 montrent à ce stade l'épine tergale de l'ischion qui manquait précédemment. Le péréiopode 7 arbore un aspect normal, seulement démuni de l'épine tergale de l'ischion, de taille inférieure au péréiopode 6 et même au péréiopode 5 ; il constitue un critère distinctif du stade III (fig. 40).

La différence entre les deux sexes s'accentue ; d'une part la femelle demeure sans changement, avec son pléopode II identique à celui des stades I et II, mais plus grand. D'autre part, le mâle différencie, au stade III, ses apophyses génitales ; le pléopode I s'allonge et dépasse les pléopodes II ; il ne se distingue du stade adulte que par l'absence de l'une des soies distales, et par les extrémités des 2 lobes plus arrondies. La mue faisant passer les mâles du stade II au stade III, libère les pléopodes II déjà bien différenciés puisqu'on peut y distinguer le sympode, l'exopodite et l'endopodite bien individualisés les uns par rapport aux autres. Cependant l'endopodite génieulé, ne se termine par par un fin stylet, mais par une région distale légèrement coudée à pointe grossière qui n'atteint pas le sommet du sympode (fig. 41). Dans son ensemble, le stade III tend donc vers la morphologie de l'adulte dont il ne diffère que par peu de caractères (taille plus petite, péréiopodes 7 incomplets, pléopodes mâles I et II incomplets).

Ultérieurement au stade III, il devient impossible de différencier les stades successifs, comme chez *M. marinus*. Chaque jeune de stade III donne un stade mâle ou femelle qui ne subit plus aucun changement morphologique. La taille de quelques mâles adultes à vésicules séminales emplies de spermatozoïdes est inférieure à la taille moyenne des stades III mâles. Il est donc possible que certains mâles atteignent la maturité sexuelle dès le stade IV qui coïncide alors avec le stade adulte sexuellement mûr. Mais il se peut aussi qu'une mue supplémentaire soit nécessaire et que les mâles ne parviennent à la maturité sexuelle qu'au stade V.

En ce qui concerne les femelles, il est à peu près certain que le stade IV ne représente qu'un stade adulte transitoire menant au stade de maturité sexuelle qui n'est autre que le stade V.

3. CYCLE ANNUEL DE REPRODUCTION

La durée trop éphémère des grèves, dans le lit même du Tech, entraîne la discontinuité des récoltes. Les femelles ovigères, uniquement présentes dans les sondages (2 exemplaires seulement obtenus par pompages au cours de l'année 1965 par exemple) restent rares. Malgré leur abondance très restreinte, nous constatons leur présence tout au long de l'année, avec un maximum en octobre-novembre. La saison de reproduction semblerait donc ne pas exister ; *M. angelieri* ne serait donc pas caractérisé, comme *M. marinus*, par un cycle de reproduction saisonnier, mais par une période de plus grande fécondité se manifestant en octobre. Le tableau V atteste bien que les jeunes de stade I naissent tout au long de l'année (année 1965). Un plus fort pourcentage de jeunes I s'échappent du marsupium en décembre, ce qui correspond à la montée du taux de femelles ovigères du mois d'octobre précédent. Le temps d'incubation apparaît donc voisin de deux mois.

La discontinuité et la pauvreté des récoltes entraînent des données numériques insuffisantes, et par suite des pourcentages qui n'ont que peu de signification. Nous donnons néanmoins les résultats numériques correspondants à l'année 1965 dans le tableau V, en considérant que les chiffres énoncés ne correspondent qu'à des indications, et non au reflet de la réalité. Ainsi, nous ne pouvons ni suivre le déroulement du développement des jeunes ni dater les stades les uns par rapport aux autres. Constatons cependant qu'au taux élevé de jeunes de stade I de décembre, correspond, un peu plus de trois mois plus tard, une élévation du taux des jeunes de stade III en mars-avril.

L'observation des variations de pourcentage des jeunes de stade II n'apporte aucun renseignement. Il est vraisemblable que la durée de chaque stade post-embryonnaire est voisine d'un mois,

Source : MNHN, Paris

comme pour *M. marinus* : à chaque élévation relative du pourcentage de jeunes I correspond, trois mois après, une montée relative du taux des jeunes III.

TABLEAU V

Nombres et pourcentages des mâles, femelles et jeunes I, II et III de *Microcharon angelieri* au cours de l'année 1966

	NOMBRES							POURCENTAGES				
Dates	Total	♂	♀	♀ R	J I	J II	J III	♂/T	♀/T	J I/T	J II/T	J III/T
21-12-1964	174	45	54	0	25	26	24	25,86	31,03	14,36	14,94	13,79
11-1-1965	2	0	2	0	0	0	0	sans signification				
5-3-1965	15	4	9	0	1	1	0	26,66	60	6,66	6,66	0
30-3-1965	44	13	16	0	3	4	7	29,54	36,36	6,81	9,09	15,90
7-5-1965	12	3	6	1	0	0	2	25	50	0	0	16,66
29-5-1965	30	6	15	0	5	2	2	20	50	16,66	6,66	6,66
24-6-1965	28	10	14	0	2	0	2	35,71	50	7,14	0	7,14
2-8-1965	57	26	30	0	0	0	1	45,61	52,63	0	0	1,75
19-8-1965	60	16	37	0	3	2	2	26,66	61,66	5	3,33	3,33
18-9-1965	43	11	27	1	2	1	1	25,58	62,79	4,65	2,32	2,32
21-10-1965	68	11	50	0	1	0	5	16,92	73,52	1,47	0	7,35
17-11-1965	58	23	27	0	4	1	3	39,65	46,55	6,89	1,72	5,17

Avec toutes les réserves que les données numériques très pauvres imposent, nous pouvons formuler les conclusions suivantes au sujet de *M. angelieri* : les traits caractéristiques de chaque stade post-embryonnaire de *M. angelieri* reproduisent fidèlement ceux de *M. marinus*. *M. angelieri* passe par 3 stades post-embryonnaires avant de devenir adulte. Si la succession des stades post-embryonnaires de *M. angelieri* se poursuit d'une façon tout à fait parallèle à celle de *M. marinus*, la distribution des jeunes de stade I tout au long de l'année, et la présence de femelles ovigères pendant toute l'année ne permettent pas de mettre en évidence une activité saisonnière de reproduction. Les femelles se reproduisent vraisemblablement toute l'année, avec une recrudescence de l'activité reproductrice en octobre-novembre (années 1964, 1965, 1966, 1967).

Cette absence, ou plutôt cette atténuation de périodicité de l'activité reproductrice est-elle en relation avec les conditions de vie relativement stables offertes par les nappes phréatiques ? Sans préjuger de l'influence de la température en particulier, remarquons que le cycle de reproduction saisonnier de *M. marinus* s'accomplit dans un milieu susceptible de subir d'assez grandes variations de température (et de salinité), alors que le cycle à périodicité atténuée de l'activité reproductrice de *M. angelieri* se passe dans un milieu caractérisé par sa stabilité thermique relative.

II. — Microcharon rouchi

M. rouchi, découvert par ROUCH, habite la nappe phréatique peu profonde de différents cours d'eau du Pays basque, ainsi que différents points du sous-écoulement du ruisseau Lachein dans l'Ariège. Nous ne connaissons rien des conditions de gisement dans les Basses-Pyrénées. Par contre, ROUCH (1968) nous apprend que le ruisseau de Lachein « coule entre deux berges abruptes... et ne présente pas de plages ». La méthode de pompage utilisée extrait les animaux d'une cinquantaine de centimètres de profondeur sous le cours même du ruisseau. Le cours hypogé offre une température de 11 à 12 °C. Tout laisse supposer que *M. rouchi* rencontre dans le sous-écoulement du ruisseau de Lachein des conditions écologiques à peu près semblables à celles de la nappe souterraine du Tech.

Source : MNHN, Paris

1. REPRODUCTION

a) **L'adulte.**

Il mesure entre 1,30 et 1,52 mm. Il s'agit donc d'une grande espèce. Le segment le plus large est le pléotelson. Les échancrures des péréionites sont nettement visibles. Les antennes 1, formées de 6 articles s'ornent d'une très courte tige pennée distale enchâssée dans un tubercule basal, et des 2 bâtonnets hyalins caractéristiques des articles 5 et 6. Le palpe du maxillipède soutient la chétotaxie : (1,1 – 2,0 – 3,1 – 4 – 6), comme chez *M. angelieri*. On remarque aux péréiopodes la grande dimension de la griffe principale, et la gracilité des appendices ; ils possèdent l'épine de la crête tergale de l'ischion et la soie opposée, mais pas d'épine sur la crête sternale du propode.

Le pléopode II femelle aussi long que large et arrondi, ne porte aucune ornementation. Le pléopode 1 mâle est très caractéristique par sa zone distale dont la marge est nettement divisée en deux parties : la partie interne rectiligne, sur laquelle s'insèrent les 3 soies distales, et la partie externe arrondie en un lobe qui élargit le pléopode.

Le pléopode II mâle présente un sympode à contour distal ovalaire ; l'endopodite se termine par une partie peu effilée, et relativement large pour le genre, à pointe terminale peu aiguë.

b) **Dimorphisme. Caractères sexuels primaires et secondaires.**

Caractère sexuels secondaires.

Taille. — Le mâle se distingue de la femelle par sa taille plus réduite (mâle : 1,300 à 1,400 mm ; femelle : 1,400 à 1,528 mm). Le mâle est aussi plus étroit que la femelle. Les antennes 1 ne portent pas de caractères sexuels secondaires.

Caractères sexuels primaires.

— *Caractères sexuels primaires permanents.*

Ce sont les apophyses génitales, les pléopodes I et II du mâle, dont le rôle apparaît être le même que pour les espèces précédentes.

— *Caractères sexuels temporaires.*

Trois paires d'oostégites caractérisent les femelles gravides. La disposition de ces minces lamelles entièrement transparentes est calquée sur celle de *M. marinus*.

c) **Femelle incubatrice.**

La dépression ventrale antérieure du péréion est particulièrement accentuée ; sa limite rostrale et caudale, due aux protubérances ventrales très renflées des segments 1 et 5, est bien mise en relief. Les oostégites 1 et 3 viennent s'appuyer sur ces contreforts pour clore le marsupium. Les 2 œufs, gros, riches en vitellus, offrent le même contour quadrangulaire à angles arrondis que chez *M. marinus* et *M. angelieri*. Le peu de renseignements que nous pouvons déduire de l'observation d'une quinzaine de femelles gestantes montre que le développement intra-marsupial se déroule probablement selon la même succession de phases que chez *M. marinus*. Les 2 œufs commencent leur développement (stades A et B) en disposition tête bêche. Les stades C et D ne sont pas représentés dans les divers prélèvements. Au terme du développement larvaire, le marsupium béant de 2 femelles ne contient qu'un seul embryon de stade F. Nous supposons que l'un des 2 embryons est évacué du marsupium avant le stade E, comme chez *M. marinus*. Les caractères descriptifs de l'embryon E sont absolument les mêmes que ceux de *M. marinus*.

2. DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Les étapes successives étant identiques à celles des espèces précédentes, nous n'indiquons que les principaux traits de chacun des stades.

a) **Stade I** (fig. 43).

Le jeune mesure 0,75 mm environ, donc la moitié de la taille de la mère. Il est privé de péréiopodes 7. La chétotaxie de tous les segments du corps est incomplète (fig. 43, E : pléotelson). Le bâtonnet hyalin du 5e article manque à l'antenne 1 ; l'un des crochets de l'endite, et plusieurs soies du palpe font défaut aux maxillipèdes. Signalons aussi l'absence de l'épine de la crête tergale sur tous les péréiopodes. Tous les individus s'identifient au même sexe d'aspect femelle, puisque seul le pléopode II est présent.

Source : MNHN, Paris

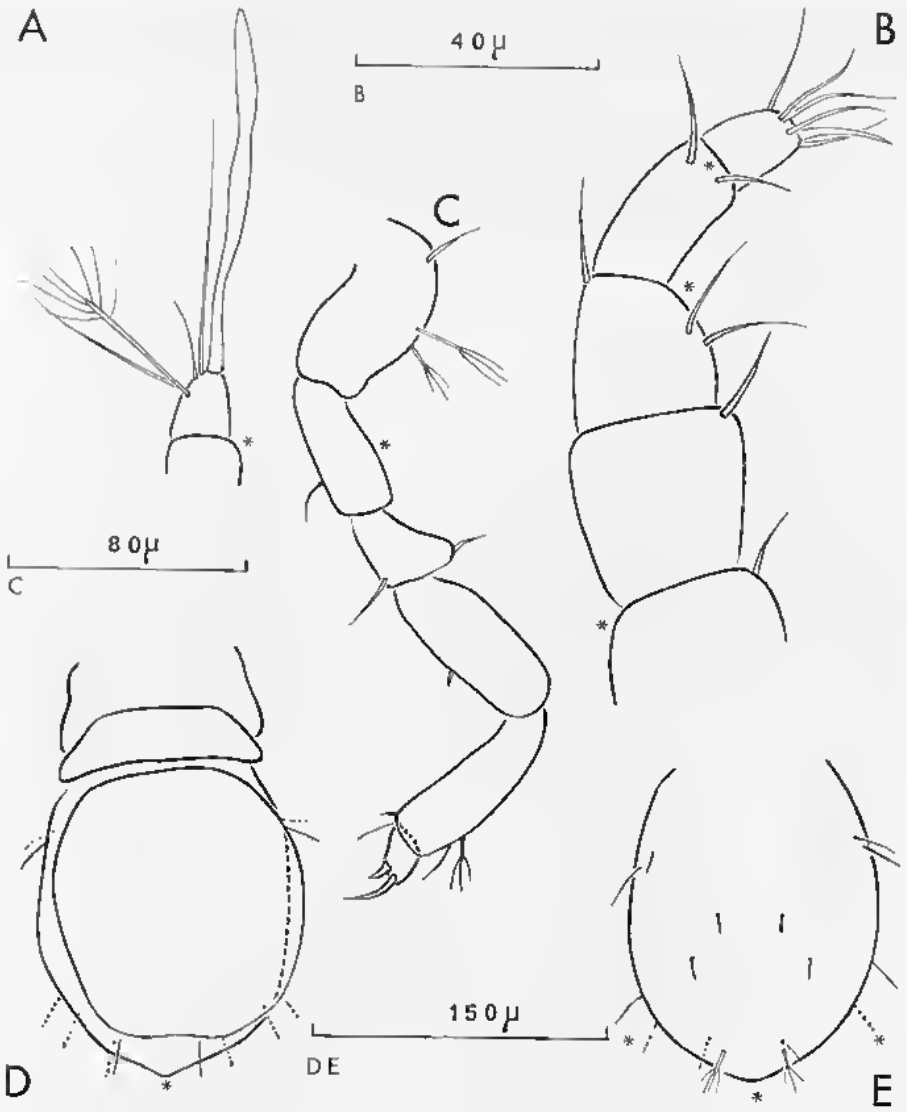


FIG. 43. — *Microcharon rouchi* (Pays Basque). Stade post-embryonnaire I : A, antenne I ; B, palpe du maxillipède ; C, péréiopode 6 ; D, pléotelson, face ventrale ; E, pléotelson, face dorsale.

b) **Stade II** (fig. 44).

0,940 mm représente la taille moyenne. Le 7e péréionite a grandi, et se trouve muni d'une paire de péréiopodes 7 à l'état d'ébauches comparables à celles de *M. marinus* au même stade. La chétotaxie de tous les segments du corps se complète, sans devenir définitive : notons en particulier l'acquisition des soies pleurales au péréionite I et de la soie caudale impaire et médiane au pléotelson. Aucune modification ne concerne l'antenne I. L'addition du crochet complémentaire à l'endite, et de plusieurs soies au palpe donne aux maxillipèdes leur chétotaxie presque définitive ; il ne manque qu'une seule soie à l'article I du palpe. Aucun changement ne se manifeste sur les péréiopodes 1 à 6. Par contre, le stade II est rigoureusement défini par l'apparition des ébauches des péréiopodes 7 d'une part et du pléopode I mâle d'autre part ; ce dernier, court, bilobé est glabre. C'est là la première manifestation de la différenciation sexuelle. Le pléopode II demeure d'aspect femelle chez le mâle.

c) **Stade III** (fig. 45 et 46).

Il se caractérise par sa forte taille : 1,15 mm chez le mâle. Le péréionite 7 prend l'aspect définitif, avec son ornementation complète (soies caudales nouvelles), quoique encore un peu plus court que le péréionite 6.

Source : MNHN, Paris

Le bâtonnet hyalin de l'avant-dernier article de l'antenne I apparaît. Le maxillipède est désormais complet, ainsi que les péréiopodes 1 à 6 : l'épine de la crête tergale de l'ischion se différencie. Les péréiopodes 7 deviennent fonctionnels, mais caractérisent le stade III par leur taille inférieure aux paires précédentes, et par l'absence de l'épine tergale de l'ischion. L'opposition entre mâle et femelle se renforce par le développement du pléopode 1 dont le lobe latéral caractéristique de l'espèce se différencie ; il ne manque qu'une soie distale. Les pléopodes II libérés du pléopode II femelle primitif ont acquis un stade de développement très avancé, avec le sympode à contour ovalaire typique de l'adulte, mais avec l'endopodite encore court, massif, arrondi en son extrémité.

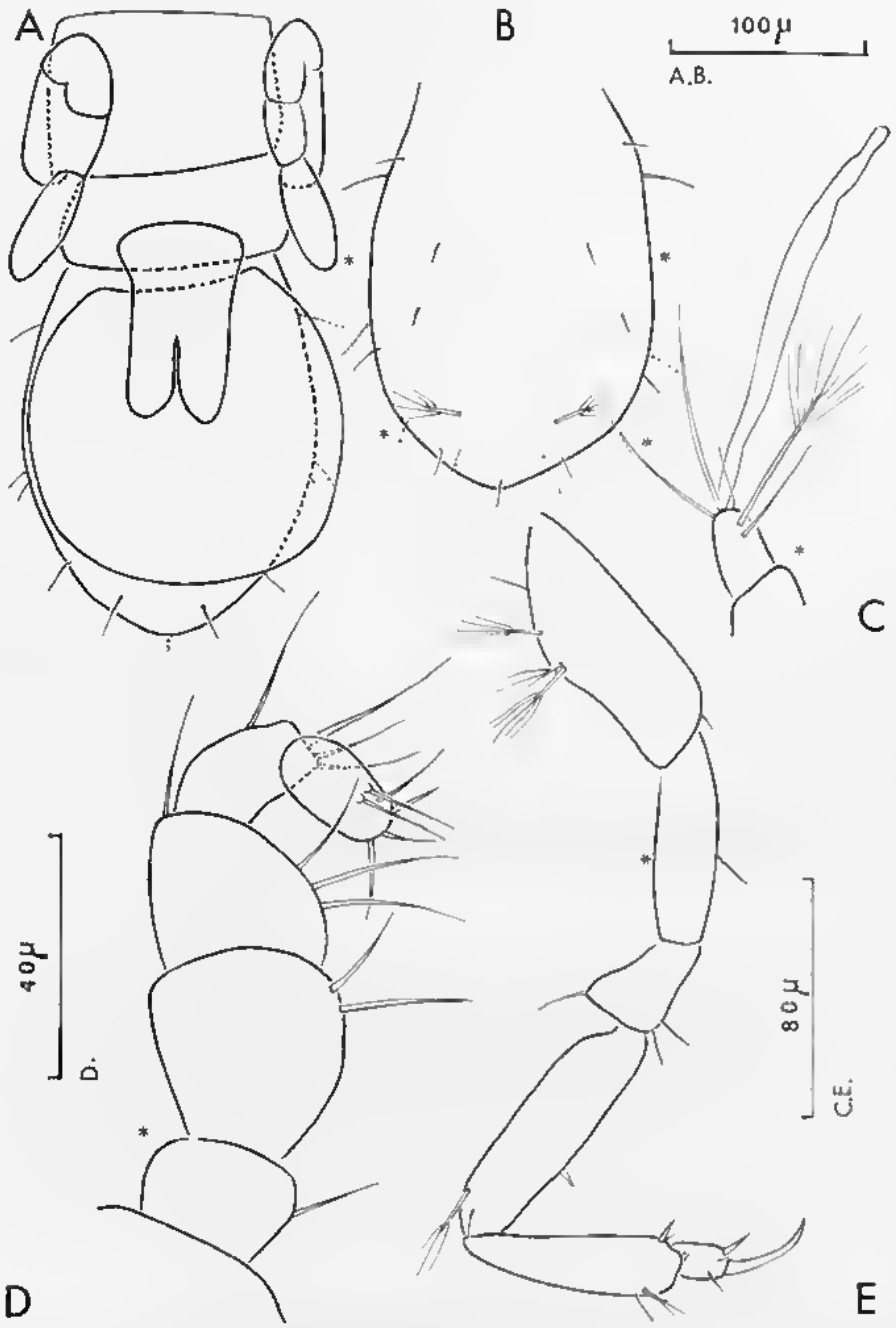


FIG. 44. — *M. rouchi*, jeune de stade II. A, péréonite 7 et pléotelson en face ventrale ; B, pléotelson en face dorsale ; C, antenne I ; D, palpe du maxillipède ; E, péréiopode 6.

Source : MNHN, Paris

Les femelles ne présentent aucune modification par rapport au stade précédent. La mue intermédiaire entre les stades III et IV est la mue de puberté (au sens de Bocquet), c'est-à-dire, celle qui fait passer les stades III ou prémâles, au stade adulte.

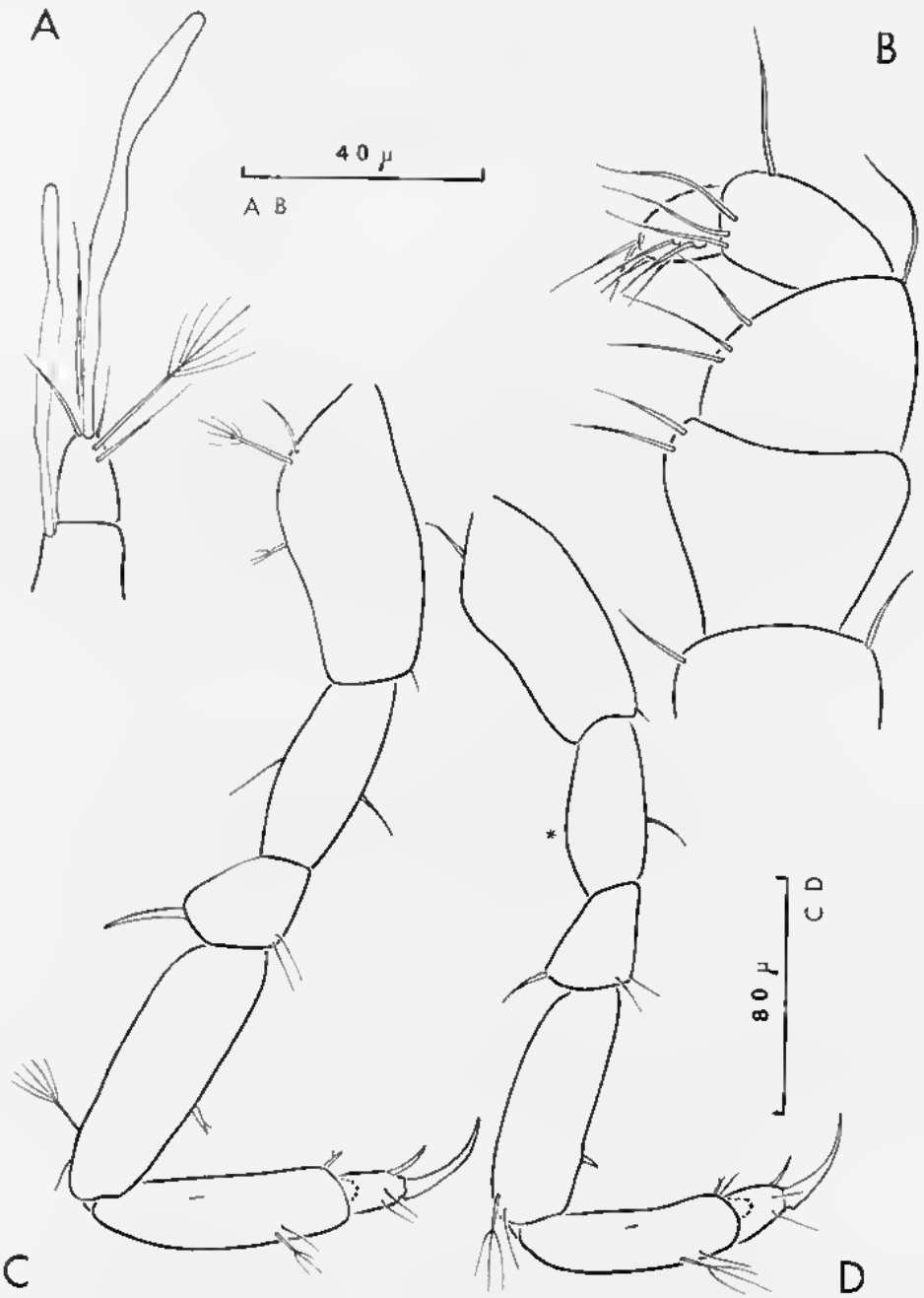


Fig. 45. — *M. rouchi*, jeune de stade III. A, extrémité de l'antenne 1; B, palpe du maxillipède ; C, péréiopode 6; D, péréiopode 7.

3. CYCLE DE REPRODUCTION

Nous n'avons pas eu de prélèvements suivis à notre disposition. Les récoltes de *M. rouchi*, communiquées par R. Rouch, comportent cependant un assortiment de femelles gravides et de jeunes qui permet de fournir quelques données fragmentaires. La présence de jeunes de stade II et III en

Source : MNHN, Paris

mai 1965 dans les gorges de Kakouetta (Basses-Pyrénées), par exemple, indique que l'activité reproductrice des parents se situe vers décembre ou janvier (en supposant que la durée de l'incubation et des stades post-embryonnaires successifs soient analogues à celles que l'on observe chez *M. angelieri* et *M. marinus*). Dans l'Ariège, la cœxistence d'adultes, de jeunes de stade II, et de nombreuses femelles ovigères dont les œufs sont soit en début de développement, soit transformés en embryons de stade F, au mois de mai, tend à montrer que la période d'activité sexuelle s'étale sur les mois de décembre, janvier, février, mars, avril et mai. De proche en proche, à l'aide de récoltes mêmes très espacées, nous arriverions sans doute à montrer que les femelles se reproduisent toute l'année, avec probablement comme pour *M. angelieri*, une période de plus grande activité à une époque donnée de l'année. Il s'agit là uniquement d'une hypothèse.

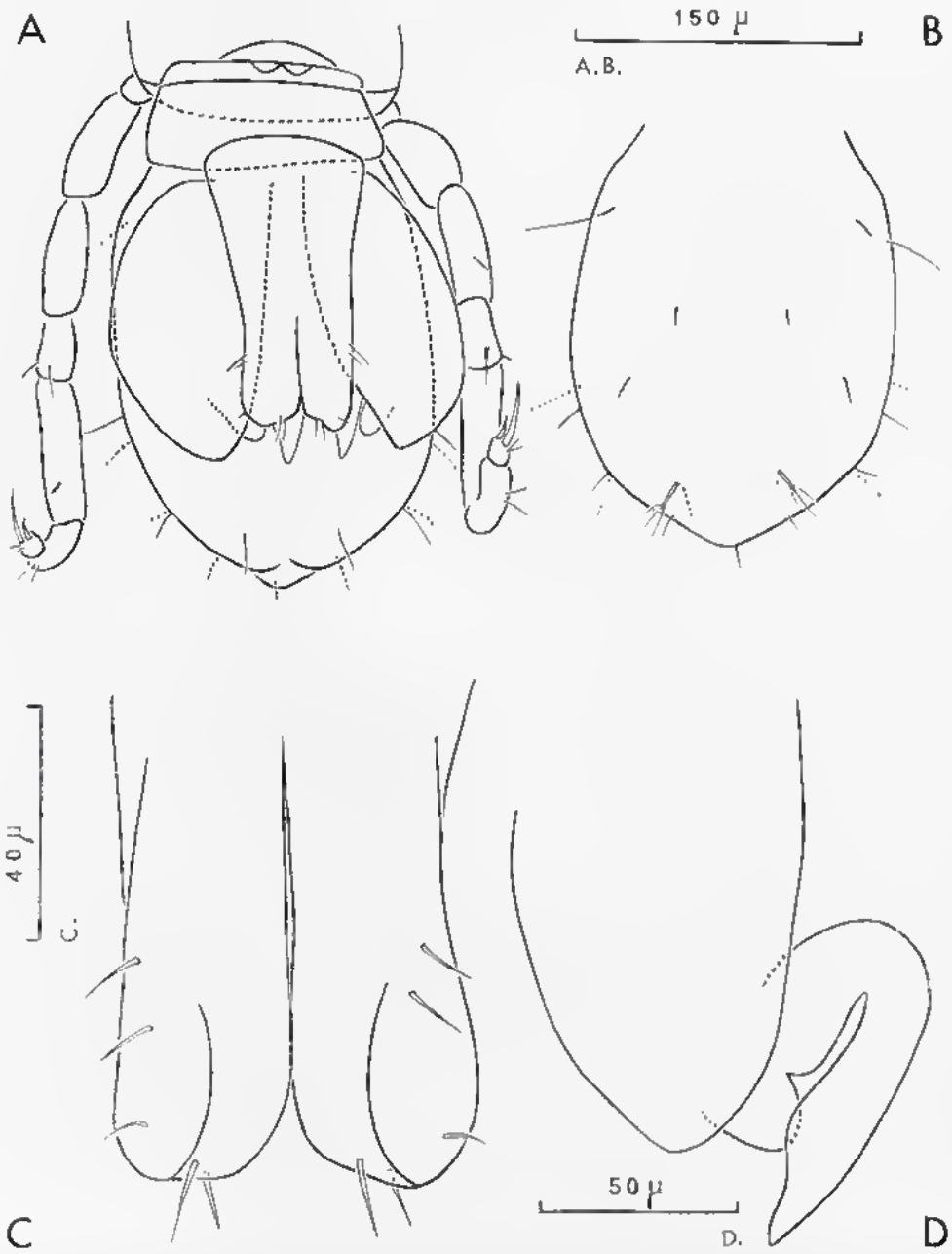


Fig. 46. — *M. rouchi*. Jeune de stade III. A, extrémité du corps en face ventrale ; B, pléotelson en face dorsale ; C, extrémité du pléopode I mâle ; D, pléopode II mâle.

Source : MNHN, Paris

Conclusions, — Nous retrouvons donc pour *M. rouchi*, la succession des mêmes phases du développement embryonnaire et post-embryonnaire, définies par les mêmes critères que chez *M. marinus* et *M. angelieri*. Il semble permis de supposer que le cycle de reproduction se déroule sans périodicité de l'activité reproductrice.

III. — Microcharon boui

M. boui a été récolté dans le puits de Mazicou à Albi (Tarn) par Cl. Bou. L'eau de ce puits est en rapport avec la nappe phréatique voisine, de sorte que le mode de vie de *M. boui*, se rapproche probablement de celui de *M. angelieri*. Bou (1968), signale d'ailleurs que la nappe profonde de Mazicou ne présente pas de variations journalières de température, mais simplement des variations saisonnières qui s'échelonnent entre 13 °C et 14 °C.

1. REPRODUCTION

a) **L'adulte.**

M. boui Colnean adulte mesure de 1,275 à 1,875 mm. Il s'agit de l'une des plus grandes espèces connues. La forme polygonale du pléotelson caractérise bien l'espèce. Le mâle adulte se distingue par le caractère sexuel qui marque ses antennes 1, et qui est décrit ci-dessous. La femelle compte un seul bâtonnet hyalin distal sur le 5e article antennaire, et un bâtonnet distal sur le 6e article. On trouve sur les longs péréiopodes, comme chez les espèces dulçaquicoles précédentes, une épine et une soie opposées à l'ischion, et une courte soie médiane au propode. La griffe principale de tous les péréiopodes est fort longue.

Le pléopode I mâle est très caractéristique : il s'élargit en son sommet où il devient aussi large qu'à sa base (fig. 51). Cette zone distale très élargie est régulièrement arrondie, aussi bien dans ses angles que sur sa marge ; on trouve 2 soies à la marge distale, plus une longue soie subdistale et une plus ténue et 2 soies situées aux 3/4 du pléopode.

Le pléopode II mâle caractérise aussi très bien l'espèce : le sympode est assez régulièrement oval, sans lobe distal ; l'endopodite trapu, s'amincit légèrement vers son extrémité, et se termine non pas par une pointe en biseau, mais par une pointe mousse encadrée de 2 petits bourrelets. Le pléopode femelle, arrondi et plus large que long, est dépourvu de soies.

b) **Dimorphisme. Caractères sexuels primaires et secondaires.**

Caractères sexuels secondaires.

Taille. — Les mâles, plus étroits que les femelles, mesurent jusqu'à 1,76 mm, et les femelles jusqu'à 1,87 mm.

Antennes 1. — Un remarquable caractère sexuel secondaire s'inscrit sur les antennes 1. La femelle montre un seul bâtonnet hyalin relativement court au sommet de l'article 5, ainsi qu'un autre bâtonnet hyalin distal plus long au dernier article. Le mâle offre à l'article 5 une demi-couronne distale de 8 longs bâtonnets hyalins disposés sur une proéminence de l'article (fig. 47). Les mâles de grande taille possèdent 8 bâtonnets, les mâles de taille moyenne, 5 à 7 bâtonnets.

Caractères sexuels primaires.

Parmi les caractères sexuels primaires permanents, citons les 2 courts pénis ventraux du 7e péréionite du mâle ainsi que les pléopodes I et II mâles décrits ci-dessus (fig. 51).

Nous n'avons pas pu observer le marsupium, caractère sexuel temporaire, qui existe chez la femelle ovigère.

2. DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Nous le relaterons très brièvement puisqu'il suit les mêmes étapes caractérisées par les mêmes critères que les exemples précédents, en insistant cependant sur l'évolution du caractère sexuel secondaire.

a) **Stade I.**

Septième péréionite réduit, à chétotaxie très incomplète et démuni de péréiopodes. Chétotaxie rudimentaire au segment 1 (absence de soies rostrales et pleurales), incomplète aux segments 2, 3, 4 et 7, complète sur les segments 5 et 6. Antennes 1 dépourvues du bâtonnet hyalin du 5e segment.

Source : MNHN, Paris

Maxillipèdes avec un seul crochet et un palpe incomplet du point de vue chétotaxique : (1,0 – 1,0 – 2,1 – 2 – 6). Six paires de péréiopodes auxquels manquent l'épine de la crête tergale de l'ischion et la soie de la crête sternale du propode. Un seul pléopode est présent, le pléopode II, d'apect femelle. Aucune différence sexuelle ne se manifeste au stade I.

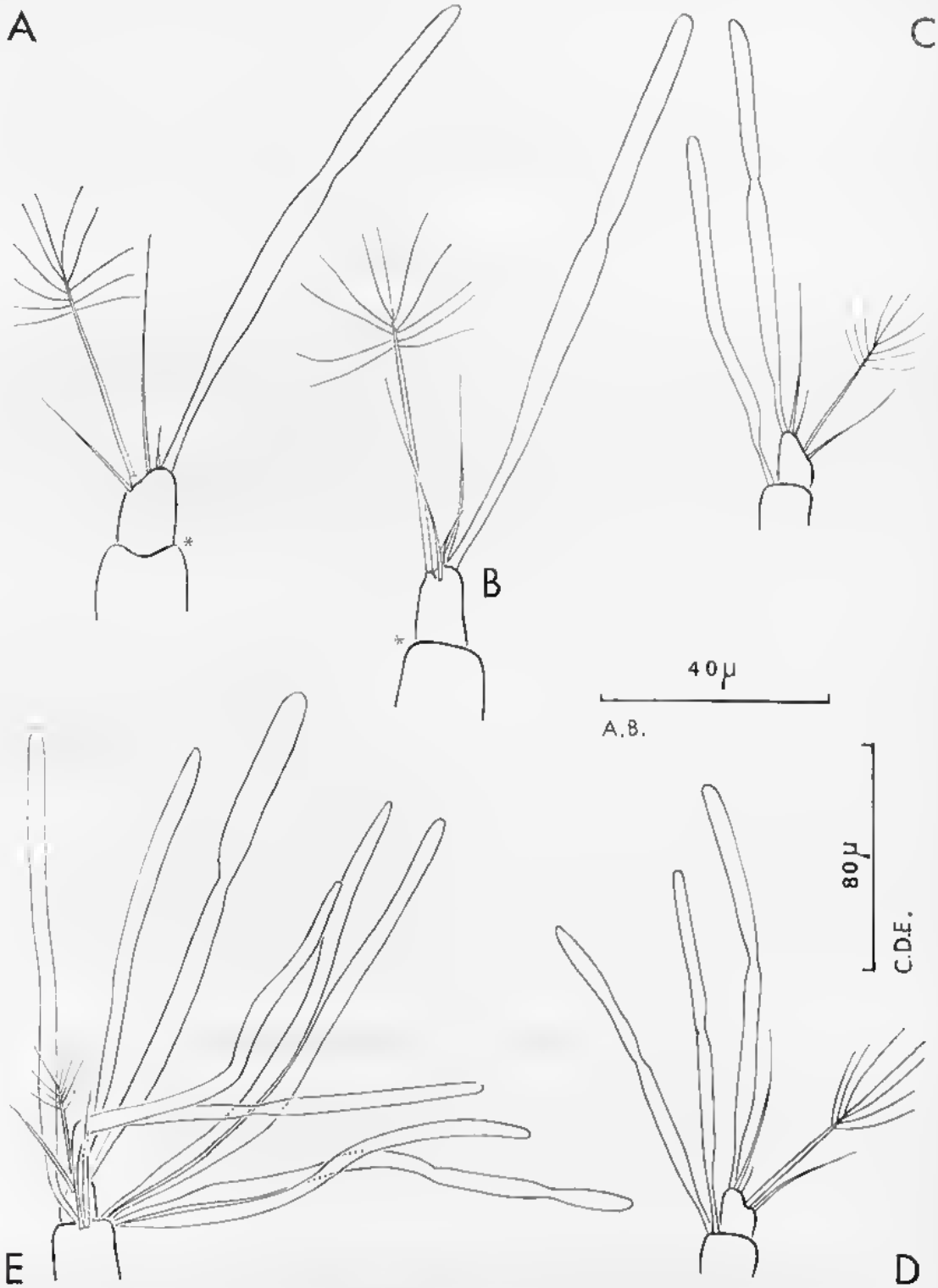


FIG. 47. — *Microcharon bouti*. Antenne I du mâle au cours du développement post-embryonnaire. A, stade I ; B, stade II ; C, stade III ; D, stade IV ; E, adulte.

Source : MNHN, Paris

b) **Stade II.**

Il est marqué par l'acquisition des ébauches des péréiopodes 7 coudés ventralement et vers l'arrière, et de l'ébauche du pléopode I du mâle. Celle-ci, bilobée et glabre, constitue donc le premier indice de différenciation des sexes. L'antenne I ne marque aucun progrès. Le maxillipède se complète par un nouveau crochet à l'endite, et quelques soies au palpe : (1,0 – 2,0 – 3,1 – 4 – 6) ; il ne manque plus que la soie externe de l'article basal (fig. 47). Aucun changement ne se manifeste sur les péréiopodes. Le pléopode II garde le même aspect femelle chez les deux sexes. Chétotaxie des segments du corps : le segment 1 acquiert les soies rostrales 2 et pleurales. Les segments 2, 3, 4 et 7 sont sans changement. Le pléotelson gagne la soie caudale impaire et une soie ventrale (Tv 1) (fig. 50).

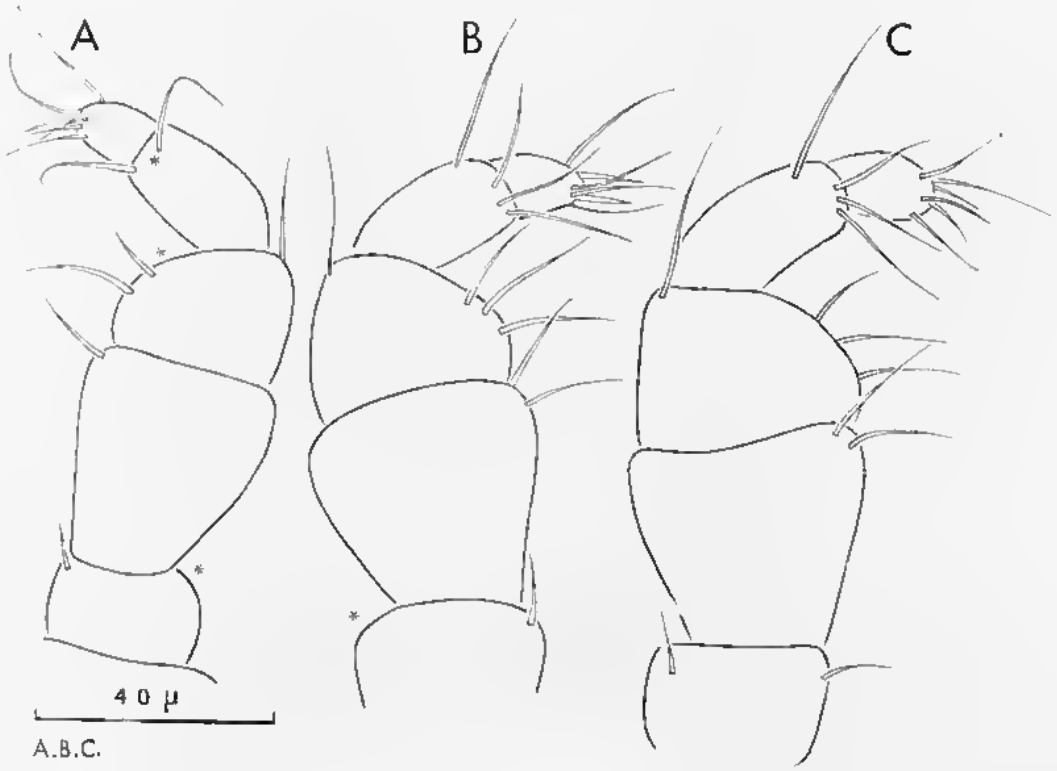


Fig. 48. — *Microcharon boui*, palpe du maxillipède au cours du développement post-embryonnaire : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III.

c) **Stade III.**

Le péréionite 7 prend l'aspect adulte, avec les échancrures caractéristiques et les soies caudales, mais demeure plus court que le péréionite 6. Les péréiopodes 7 deviennent fonctionnels.

Un seul bâtonnet hyalin s'individualise au 5e article des antennes I, aussi bien chez le mâle que chez la femelle. Le caractère sexuel secondaire ne se manifeste donc pas encore au stade III. Les maxillipédes prennent leur facture définitive. La chétotaxie s'est complétée sur tous les segments (fig. 50) et sur tous les péréiopodes (fig. 49), excepté le 7e. P 7 reste plus court que P 6, sans épine tergale à l'ischion. La différenciation sexuelle augmente : la femelle conserve le même aspect au pléopode II ; le pléopode I mâle s'allonge, se rapproche de la forme définitive et s'orne de sa chétotaxie presque complète (une soie manque). Le pléopode II se dégage de l'exuvie pourvu d'un sympode qui possède déjà la forme caractéristique, d'un exopodite et d'un endopodite recourbé sur lui-même, mais terminé par une courte zone épaisse et arrondie qui ne dépasse pas le sympode (fig. 51).

d) **Stade IV.**

Chez cette espèce, le stade IV peut être plus facilement repéré que chez les espèces citées précédemment : c'est le stade de la première apparition du caractère sexuel secondaire des antennes I

Source : MNHN, Paris

mâles. On compte à ce stade, 2 bâtonnets hyalins distaux sur l'article 5, alors que la femelle n'en possède qu'un seul. Le péréionite 7 devient aussi long que le péréionite 6; les péréiopodes 7, complets, restent légérement plus courts que les péréiopodes 6 (fig. 49). Le pléopode I mâle s'allonge, mais

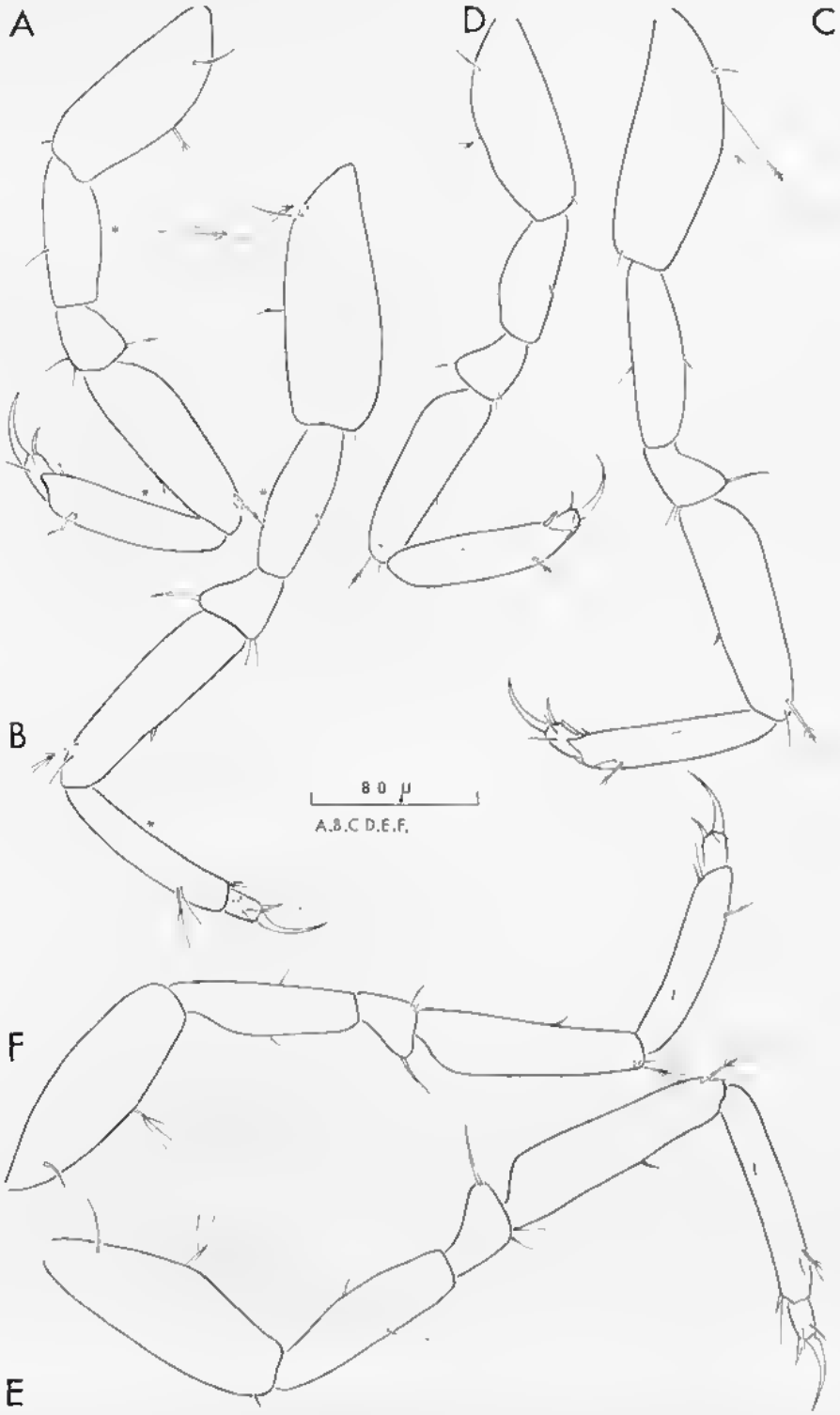


FIG. 49. — *M. bouti*. Les péréiopodes au cours du développement post-embryonnaire. A, P 6, stade I; B, P 6, stade II; C, P 7, stade III; D, P 6, stade III; E, P 6, stade IV; F, P 7, stade IV.

Source : MNHN, Paris

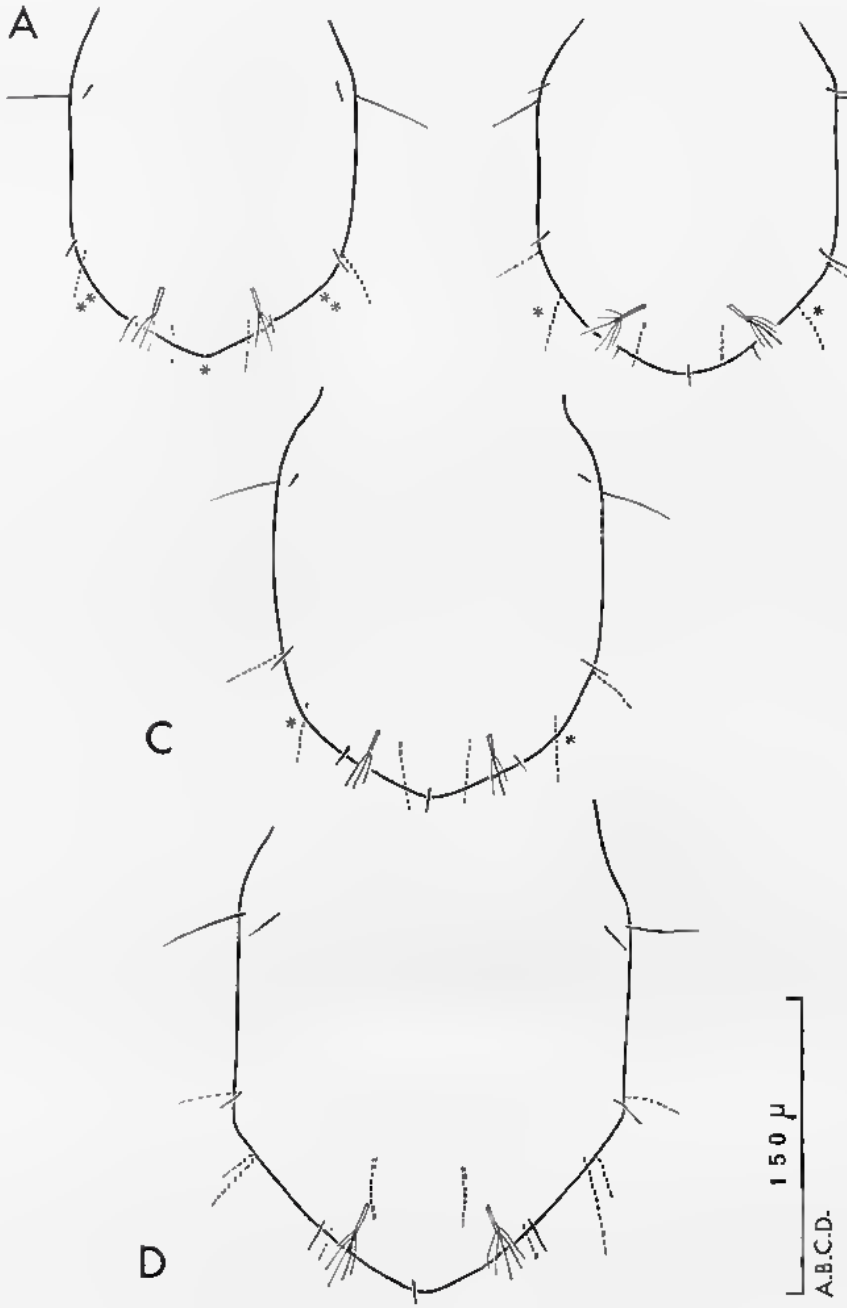


FIG. 50. — *M. boui*, chétotaxie du pléotelson au cours du développement post-embryonnaire : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III ; D, stade adulte.

demeure plus court que le pléopode adulte, et acquiert la soie qui manquait au stade III ; les pléopodes II poursuivent la différenciation de l'endopodite qui se rapproche de la forme mâle adulte ; il ne manque plus que les deux petits bourrelets adjacents à l'extrémité distale.

e) **Stades adultes.**

Après le stade IV, les stades adultes successifs peuvent être suivis chez les mâles, grâce à l'adjonction de nombreux bâtonnets hyalins sur l'antenne I à chaque mue :

Source : MNHN, Paris

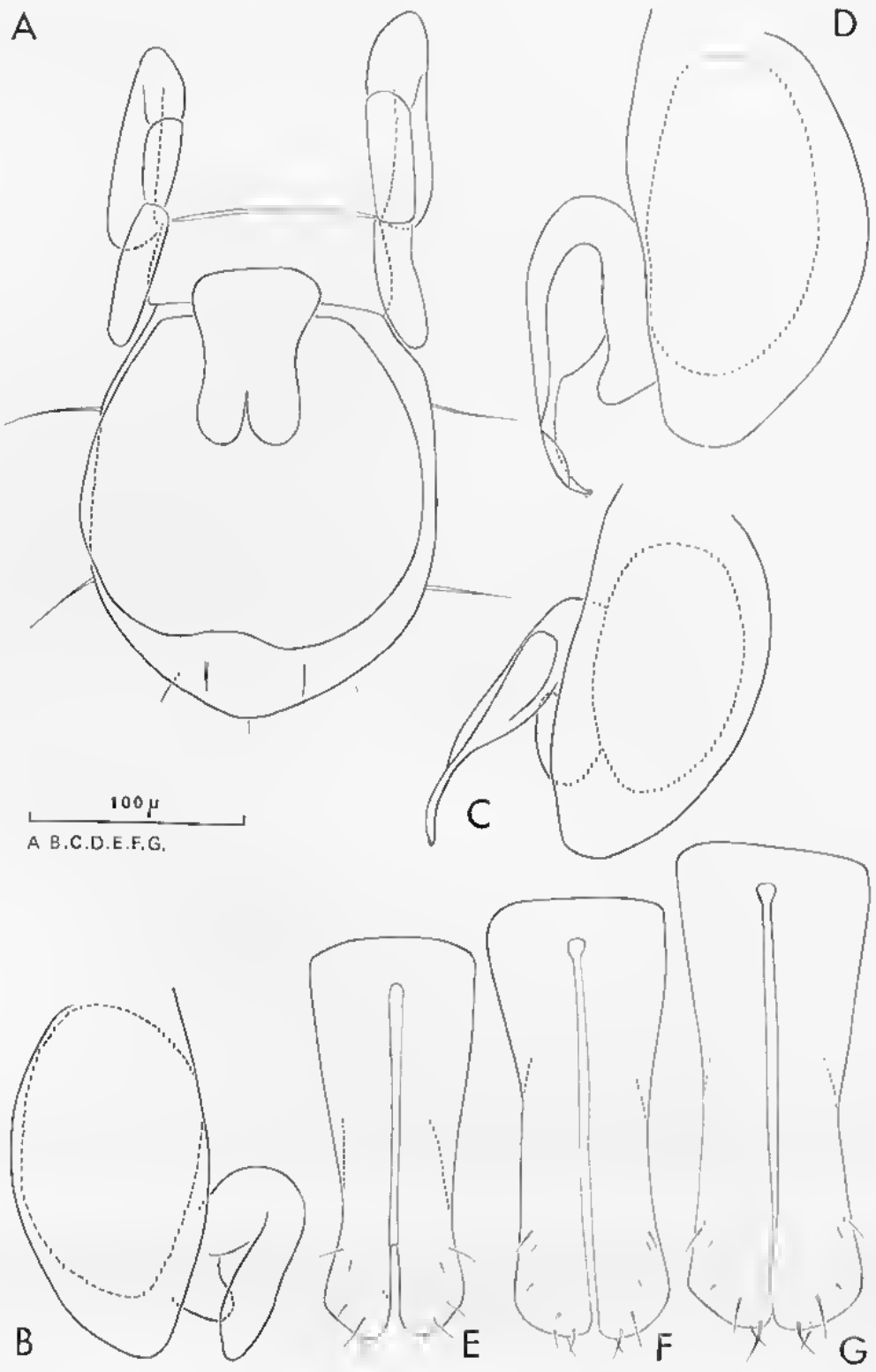


FIG. 51. — *M. boui*. Développement post-embryonnaire. A, pléotelson en face ventrale, stade II. Pléopode II : B, stade III ; C, stade IV ; D, adulte. Pléopode I : E, stade III ; F, stade IV ; G, adulte.

Source : MNHN, Paris

	Taille des mâles	Nombre de bâtonnets hyalins sur l'article 5 de l'antenne I
J III :	1,244 mm	1
J IV :	1,260 mm	2
Adultes V :	1,268 mm	3
	1,270 mm	5
	1,284 mm	5
	1,285 mm	5
	1,285 mm	7
	1,289 mm	7
	1,294 mm	7
	1,300 mm	8
	1,320 mm	8
	1,582 mm	8
	1,762 mm	8

Les plus grands mâles possèdent donc au maximum 8 bâtonnets hyalins. Les mâles moyens en possèdent 5. Les individus possédant 3 bâtonnets offrent des vésicules séminales bien garnies en spermatozoïdes, et il y a tout lieu de supposer qu'ils sont déjà actifs sexuellement.

Conclusions. — L'étude du développement post-embryonnaire de *M. boui* n'offre aucune originalité quant à la succession des différentes phases, mais elle met en évidence la différenciation très tardive du caractère sexuel secondaire relatif aux antennes I du mâle : cette différenciation n'apparaît en effet qu'au stade IV.

Le prélèvement isolé de Cl. Bou, non daté, quoique riche en individus, ne donne aucun indice en ce qui concerne le cycle de reproduction de *M. boui.*

IV. — Microcharon juberthiei

Comme dans la plaine du Roussillon, il existe le long de plusieurs cours d'eau de l'Ardèche, de nombreuses pompes branchées sur un long tube enfoncé dans les sédiments et plongeant dans la nappe phréatique. Cette méthode a permis d'extraire de la nappe souterraine du Chassezac, à Saint-Albans-sous-Sampzon, des exemplaires de *Microcharon juberthiei* (récoltes de l'équipe du Laboratoire souterrain du C.N.R.S. de Moulis). *M. juberthiei* occupe donc un milieu où il a de grandes chances pour trouver des conditions de vie très analogues à celles de *M. angelieri* du Tech.

1. REPRODUCTION

a) **L'adulte.**

M. juberthiei adulte mesure entre 1,10 et 1,42 mm. Le pléotelson offre un petit lobe terminal muni de la soie caudale impaire, caractéristique de l'espèce.

Le bâtonnet hyalin du cinquième et du sixième article de l'antenne I est présent. Le pléopode I mâle se distingue par la régularité du contour rectangulaire de chaque lobe dans la partie distale : on trouve une courte soie à l'angle distal, et 3 soies disposées vers le 1/3 interne du bord distal, ainsi que 2 autres soies subdistales.

Les pléopodes II mâles montrent un sympode à peu près oval, un exopodite et un endopodite recourbé sur lui-même, se terminant par une pointe aiguë, en biseau, dépassant de peu le sympode.

Le pléopode II femelle est presque parfaitement circulaire, et dépourvu de soie.

Les péréiopodes possèdent une épine tergale à l'ischion ainsi qu'une soie opposée, et une très petite soie médiane au propode.

b) **Dimorphisme. Caractères sexuels primaires et secondaires.**

Caractères sexuels secondaires.

Taille. — La femelle est légèrement plus longue et plus large que le mâle.

Aucun caractère sexuel secondaire n'est à noter sur les antennes.

Caractères sexuels primaires.

Comme chez les espèces précédentes, nous pouvons mettre en évidence les caractères sexuels primaires parmi lesquels se rangent les deux petites apophyses génitales du mâle situées

Source : MNHN, Paris

ventralement et à la limite caudale et médiane du septième péréionite, et les pléopodes mâles I et II dont le rôle est apparu fondamental au moment de l'accouplement. Nous n'avons pas eu de femelles ovigères en notre possession.

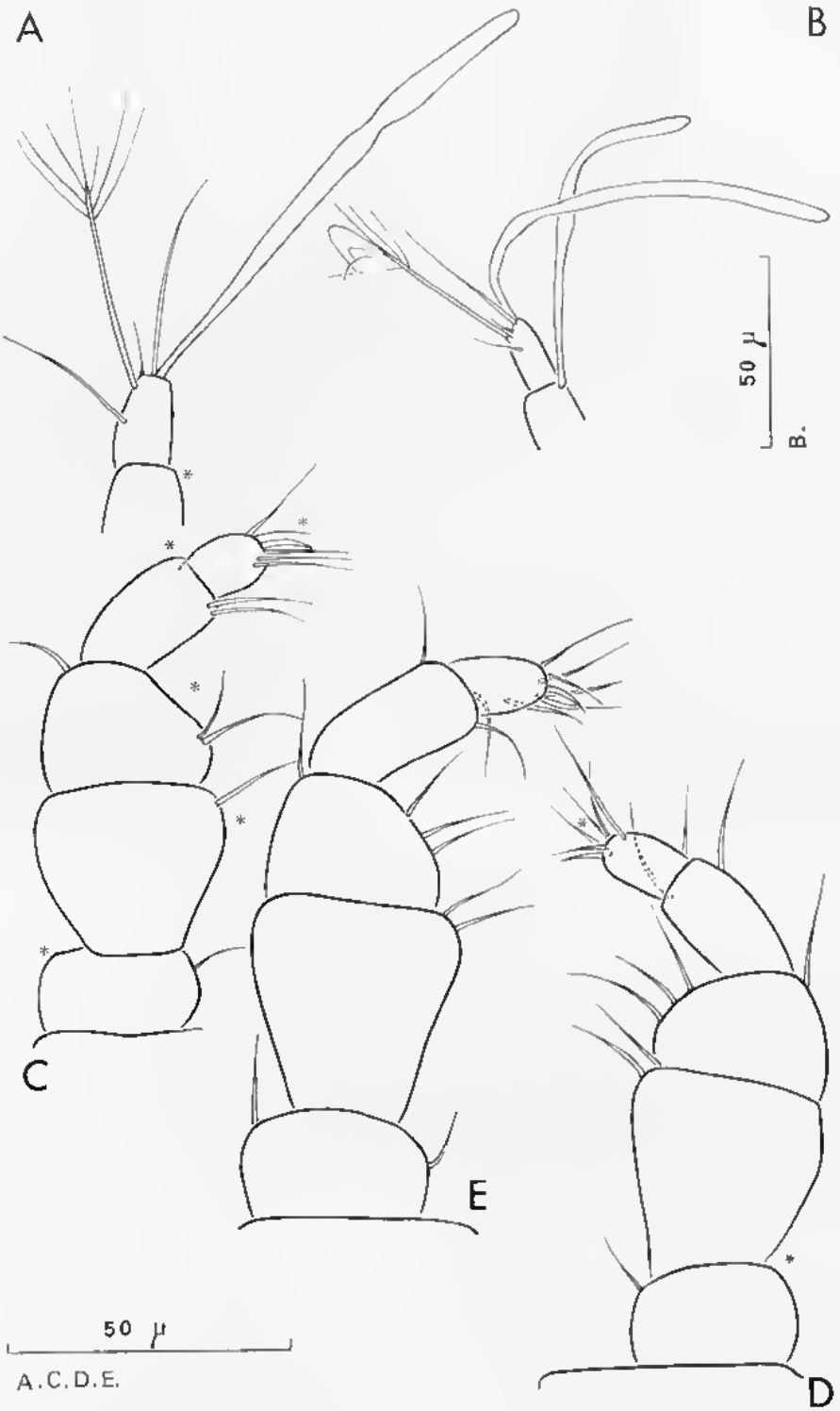


FIG. 52. — *Microcharon juberthiei*. A, antenne I, stade I ; B, antenne I, adulte. Palpe du maxillipède : C, stade I ; D, stade II ; E, adulte.

Source : MNHN, Paris

2. DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

La présence des stades post-embryonnaires I et II dans la petite collection mise à notre disposition, et leur description donnent à penser que le déroulement de cette phase du développement

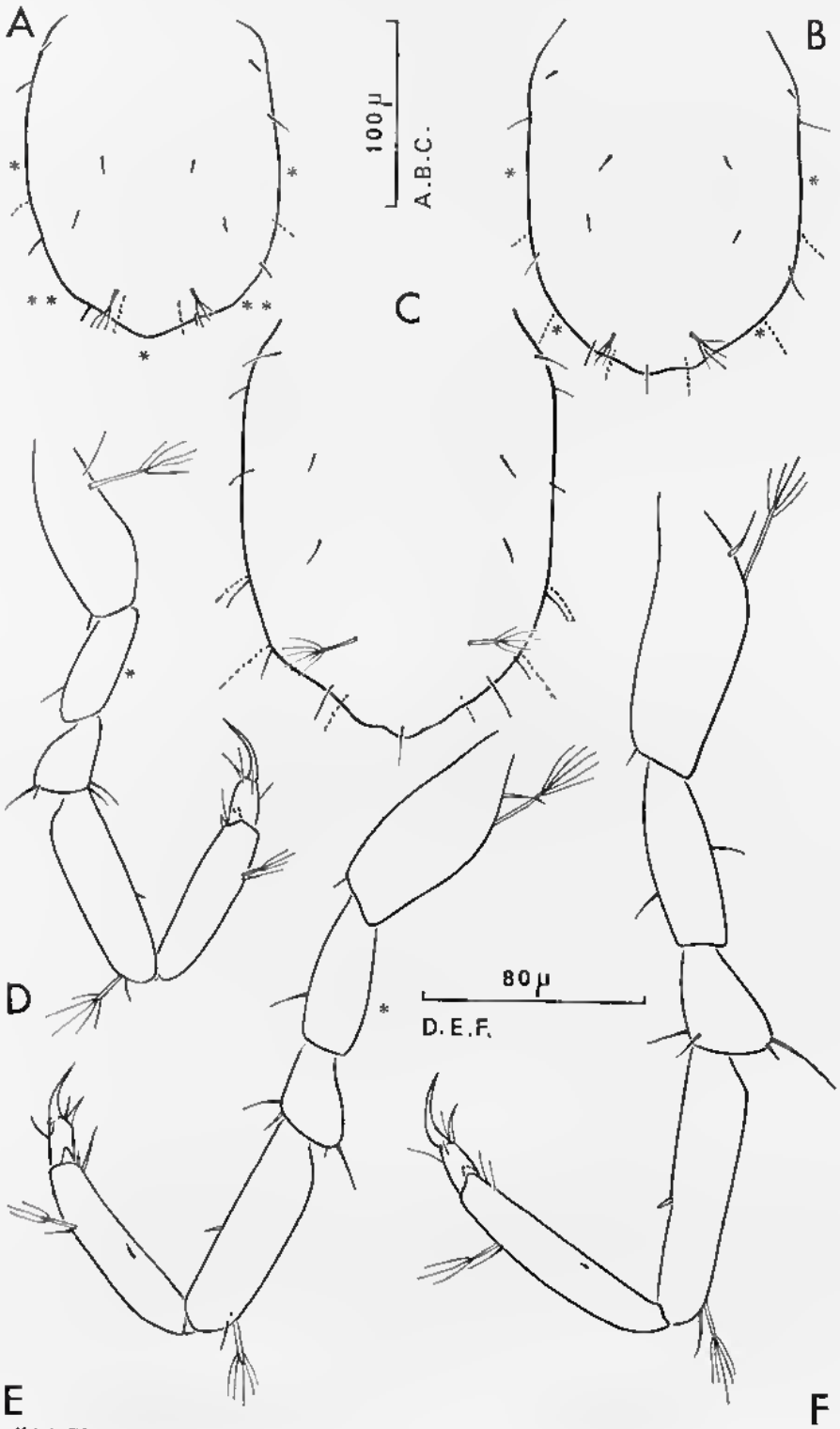


FIG. 53. — *M. juberthiei.* Pléotelson, face dorsale : A, stade I ; B, stade II ; C, stade adulte. Péréiopodes : D, P 4, stade I ; E, P 3, stade II ; F, P 3, adulte.

Source : MNHN, Paris

extra-marsupiale s'accomplit bien selon les mêmes rites que chez les espèces étudiées ci-dessus. Les figures 52, 53 et 54 le démontrent. On peut ainsi suivre l'apparition progressive de l'ornementation du palpe des maxillipèdes, des péréiopodes et du pléotelson.

Le stade I est bien défini par l'absence de péréiopodes 7, et de pléopodes I chez les mâles. On ne peut lire aucune différenciation sexuelle. Le stade II est celui où apparaissent les ébauches des péréiopodes 7 et du pléopode I mâle ; le pléopode II reste de forme femelle. Tels sont les principaux caractères des stades I et II que l'on retrouve chez les espèces précédentes.

Les prélèvements de *M. juberthiei* en août et en décembre 1966 contiennent des adultes et des jeunes de stades I et II. Si les diverses étapes du développement se succèdent dans le temps d'une manière analogue à celle de *M. marinus* et *M. angelieri* (développement intra-marsupial : deux mois environ ; développement extra-marsupial : trois mois environ), il est permis de supposer que l'activité reproductrice des parents ayant conçu des jeunes en août et décembre, s'étale sur les mois de mai, juin, juillet, septembre et octobre. Il serait logique de penser pour cette espèce, comme dans le cas de *M. angelieri*, qu'il n'existe pas de saison de reproduction, mais que les femelles se reproduisent toute l'année. Il sera très intéressant de contrôler ultérieurement ces hypothèses.

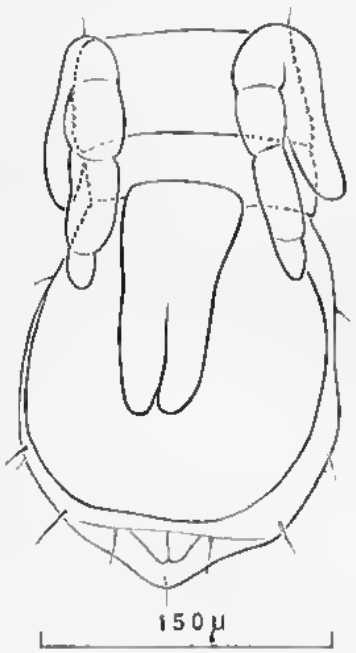


FIG. 54. — *M. juberthiei*. Péréionite 7 et pléoteison en vue ventrale au stade post-embryonnaire II.

CONCLUSIONS. —L'étude biologique de quelques espèces dulçaquicoles de *Microcharon* apporte des indications sur les conditions de vie de *M. angelieri* dans le milieu relativement stable de la nappe phréatique du Tech, et met en relief l'uniformité remarquable des phénomènes de reproduction de *M. marinus* et des formes d'eau douce. Les différentes étapes du développement intra-marsupial et post-embryonnaire se succèdent parallèlement chez les espèces littorales et chez les espèces continentales ; les critères qui définissent chaque stade se superposent étroitement dans l'un et l'autre cas. La durée du développement s'étend sur un laps de temps voisin pour *M. marinus* et *M. angelieri*. *M. marinus* se reproduit selon un rythme saisonnier annuel : la saison de reproduction s'étend sur les mois de mai à octobre. Par contre, *M. angelieri* se reproduit toute l'année, sans montrer de cycle saisonnier ; il semble que l'activité reproductrice soit constante pendant l'année avec peut-être une période d'activité un peu plus importante en octobre-novembre. Le recensement des récoltes éparses des autres espèces semble en faveur de cette interprétation.

Source : MNHN, Paris

C. — ÉTUDE DE QUELQUES FORMES MARINES

I. — Microcharon heimi

M. heimi vit dans les sables détritiques coralliens de Nouvelle-Calédonie (Baie de Saint-Vincent) par 4-5 m et 7-8 m de fond. SALVAT (1964) et RENAUD-MORNANT (1969) indiquent que le fond blanc du Grand Ténia est constitué de sable grossier, par 4 m de profondeur. Le sédiment comporte 65% d'éléments compris entre 0,4 et 1 mm, et il est bien classé ; il ne contient pas d'élémeuts fins qui risqueraient de colmater les interstices sableux. Ces conditions granulométriques offrent évidemment au genre *Microcharon* un milieu propice à l'établissement de populations nombreuses. De plus, le faible tassement des grains ajoute à ces conditions favorables, la possibilité d'une bonne circulation de l'eau, et d'une oxygénation suffisante. La teneur en matières organiques est faible. Les fonds blancs, meubles, détritiques coralliens, situés non loin du récif extérieur par 7-8 m de fond, sont formés de sables très grossiers, non tassés également, contenant 50% d'éléments de diamètre compris entre 0,4 et 1 mm ; ces sables offrent donc aussi une bonne circulation de l'eau, une oxygénation suffisante, et des conditions très favorables à une colonisation par le genre *Microcharon*. La salinité doit-être susceptible de varier car SALVAT énonce que « entre le fond de la baie et le récif extérieur, le passage est progressif du milieu saumâtre au milieu marin ». Remarquons que les conditions granulométriques que trouvent *Microcharon heimi* et *Microcharon salvati* dans un tel milieu ne sont pas sans rappeler celles qui régissent le mode de vie de *M. marinus*.

1. REPRODUCTION

a) **L'adulte.**

M. heimi mesure entre 0,98 et 1,35 mm. Les segments du péréion sont plus longs que larges, mis à part le premier. La chétotaxie de chacun d'eux est de type proche de *M. marinus* (fig. 56 et 57) ainsi que celle du pléotelson. Des échancrures symétriques entament les angles rostraux des quatre premiers pérélonites et les angles caudaux des trois derniers péréionites.

Les antennes I, courtes et robustes, ne comportent que 5 articles comme les deux autres espèces marines *M. teissieri* et *M. harrisi* ; le dernier article ne porte qu'un seul bâtonnet hyalin d'aspect granuleux, aux côtés d'une tige pennée latérale, et 4 soies distales.

Les antennes II comprennent une hampe de 6 articles et un fouet de 9 articles. Les maxillipèdes se composent d'un endite orné de 2 crochets et d'un palpe à 5 articles larges à la base, étroits au sommet, support de l'ornementation suivante : (1,0 – 2,0 – 3,1 – 4 – 6). Les péréiopodes, plus courts et moins graciles que chez les formes dulçaquicoles, offrent une chétotaxie tout à fait semblable à celle de *M. marinus* avec notamment l'épine tergale de l'isehion, et l'épine médiane de la crête sternale du propode. Les griffes du dactyle restent courtes, accentuant l'aspect trapu des péréiopodes.

Le pléopode I du mâle, très caractéristique, est renflé dans la région subapicale ; la zone distale se divise en deux régions très chitinisées onciformes du côté extérieur, précédées de 2 soies, et 2 petits mamelons entre lesquels se distinguent 4 soies terminales ; 2 autres soies s'insèrent dans la partie subapicale (fig. 59). Les pléopodes II du mâle se composent de trois parties fondamentales ; le sympode va en diminuant de largeur de la base vers l'extrémité qui se termine elle-même en pointe ; l'endopodite recourbé sur lui-même, se termine par une pointe distale dirigée vers l'extérieur ; cette pointe dépasse à peine l'exopodite, et n'atteint pas le sommet du sympode (fig. 59).

Le pléopode II de la femelle, beaucoup plus long que large, montre une marge distale convexe entre les 2 soies sublatérales.

b) **Dimorphisme. Caractères sexuels primaires et secondaires.**

Caractères sexuels secondaires.

Taille. — Comme chez les autres espèces précédemment étudiées, *M. heimi* mâle est un peu plus réduit que la femelle. La longueur du mâle varie entre 0,98 et 1,09 mm ; celle des femelles entre 1 et 1,35 mm.

Antennes I. — Le bâtonnet hyalin terminal des antennes I est nettement plus long que celui de la femelle.

Caractères sexuels primaires.

— *Caractères sexuels primaires permanents.*

Les apophyses génitales du mâle, paires et ventrales, appendues à la limite caudale du péréionite 7 (fig. 59), se présentent sous la forme de deux lobes minuscules, coalescents à leur base.

Source : MNHN, Paris

Le pléopode I mâle, remplit probablement ses ollices d'aeheminement du sperme le long de sa gouttière médio-longitudinale bien individualisée ; on peut très bien suivre le chemin parcouru ensuite par le sperme entre la gouttière et les extrémités latérales onciformes.

Les pléopodes II du mâle constituent probablement aussi les appendices copulateurs proprement dits, grâce à leur endopodite terminé par un stylet relativement court chez cette espèce.

— *Caractères sexuels temporaires.*

Il s'agit du développement des oostégites chez la femelle au moment de la ponte.

On peut aussi observer chez *M. heimi* trois paires d'oostégites adjointes à la coxa des péréiopodes 2, 3 et 4. Chaque lamelle incubatrice demeure très transparente et très mince, à l'exception de la région basale, située non loin de l'encoche qui marque le point d'attache et qui offre une très petite surface opaque ; aucun axe chitineux de soutien n'est visible. Les oostégites s'épanouissent certainement en une seule mue, comme chez *M. marinus*, car aucune femelle ne possède d'oostégites incomplètement développés. Ces plaques marsupiales délimitent le marsupium. Elles s'imbriquent soit d'avant en arrière, soit d'arrière en avant, se recouvrant l'une l'autre sur un tiers de leur surface environ. Elles chevauchent également sur la ligne médiane et déterminent ainsi une cavité close. Chaque oostégite est une mince lamelle finement ciliée sur la marge rostrale et de contour général rectangulaire ; une encoche creuse l'un des côtés les plus longs, marquant le point d'attache sur la coxa du péréiopode correspondant (fig. 55).

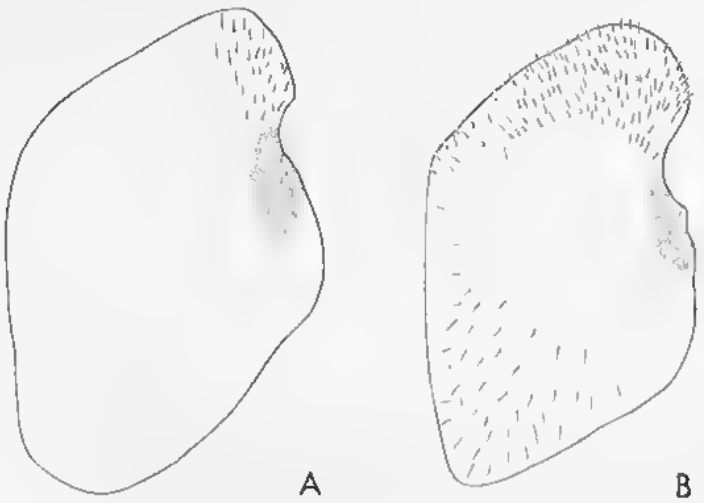


Fig. 55. — *Microcharon heimi*. Oostégites.

c) **Femelle incubatrice.**

Son profil, identique à celui des espèces dulçaquicoles et saumâtres se signale par la dépression accentuée qui creuse la région ventrale des segments 1, 2, 3, 4 et 5. Cette dépression est limitée vers l'avant par la protubérance ventrale du premier péréionite contre lequel s'appuient les oostégites I ; elle se termine vers l'arrière très près de la limite caudale du cinquième segment.

M. heimi pond deux œufs de taille et de forme très analogues à ceux de *M. marinus*. Ils sont relativement gros par rapport à la femelle qui les porte. Leur développement à l'intérieur du marsupium n'a pu être suivi : tous les œufs observés ne montrent encore aucune différenciation et étaient probablement récemment pondus.

2. DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Les récoltes de Salvat du 9 décembre 1961 comportent des adultes et des jeunes des différents stades post-embryonnaires.

Source : MNHN, Paris

a) **Stade I.**

Le jeune mesure à ce stade entre 0,6 et 0,7 mm. Le péréionite 7 est réduit, et ne possède pas d'appendices. Sa chétotaxie est rudimentaire, ainsi que celle du péréionite I (fig. 57).

Les antennes I présentent un bâtonnet hyalin distal de même longueur chez tous les individus.

Les antennes II ne comptent que 8 articles au fouet, soit 1 de moins que chez l'adulte.

Les maxillipèdes sont très incomplets du point de vue chétotaxique (un seul crochet à l'endite, nombre de soies restreint sur le palpe).

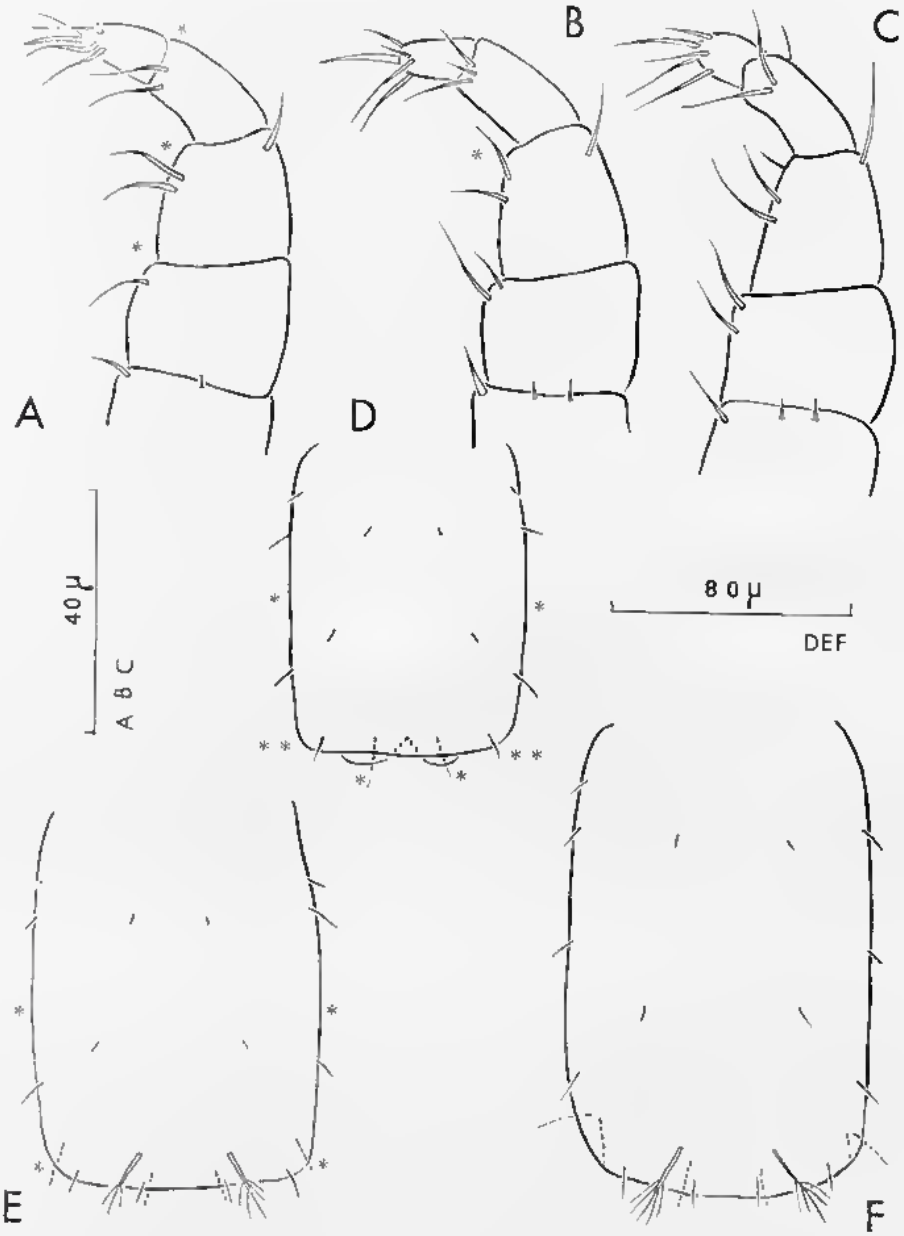


FIG. 56. — *M. heimi*. Palpe du maxillipède au cours du développement post-embryonnaire : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III. Pléotelson, face dorsale : D, stade I ; E, stade II ; F, stade III.

Les péréiopodes sont dépourvus de l'épine tergale de l'ischion et de l'épine sternale du propode. Le 7e péréiopode fait défaut.

Le développement de la partie postérieure du corps est peu avancé par rapport à la partie antérieure ; on ne peut déceler aucune différenciation sexuelle ; tous les animaux portent un même

Source : MNHN, Paris

pléopode II de forme femelle mais plus large que long, pourvu de 2 soies distales. La chétotaxie du pléotelson est très incomplète (fig. 59).

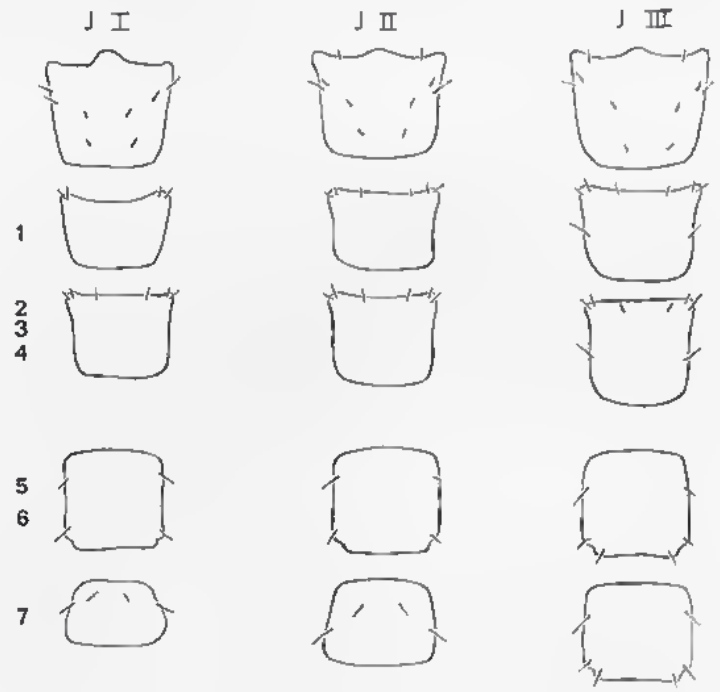


Fig. 57. — *M. heimi.* Tableau schématique de l'évolution chétotaxique des segments du corps au cours du développement post-embryonnaire.

b) **Stade II.**

L'animal, un peu plus long (0,829 à 0,93 mm) se complète par l'apparition simultanée des ébauches des péréiopodes 7 et de celles du pléopode I mâle. Celui-ci est une simple plaque, non bilobée comme chez *M. marinus* ou les autres formes, mais à marge distale entière. Le pléopode II demeure de forme femelle chez tous les individus ; mais il est possible de reconnaître chez quelques animaux les ébauches des futurs pléopodes II plurilobés à l'intérieur même de ce pléopode II. On peut noter l'acquisition de plusieurs soies sur les segments du corps (fig. 56 et 57). Aucun caractère sexuel secondaire ne se manifeste à ce stade au niveau des antennes I. Les antennes II possèdent toujours 8 articles seulement.

c) **Stade III.**

Les principales différences par rapport au stade précédent sont les suivantes :

Le péréionite 7 s'allonge et prend l'aspect adulte avec les échancrures aux angles caudaux et les soies caudales ; les péréiopodes 7 deviennent fonctionnels, mais avec une chétotaxie incomplète (l'épine tergale de l'ischion et l'épine sternale du propode absentes) ; le pléopode I mâle se différencie et se rapproche de la forme adulte, les formes définitives étant très atténuées ; les soies apparaissent en nombre définitif (fig. 59) ; les pléopodes II devenus libres, se caractérisent par le sympode étroit et légèrement bilobé en son extrémité, et surtout par l'endopodite très court en forme de lobe arrondi qui est loin d'atteindre l'extrémité de l'exopodite. L'ornementation est complète sur tous les segments et sur le pléotelson (fig. 56 et 57). Le caractère sexuel secondaire n'est pas encore apparent : le bâtonnet terminal de l'antenne I du mâle et de la femelle ne se différencient pas encore par leur taille.

L'antenne II acquiert le 9e article, et le maxillipède présente une chétotaxie complète.

Le stade suivant ou stade IV coïncide avec le stade adulte, doté du caractère sexuel secondaire, qui ne se manifeste donc qu'au stade adulte. Le prélèvement de Salvat, daté de décembre, comprenant des *Microcharon* à tous les stades, ainsi que des femelles ovigères, permet de déduire que l'activité reproductrice de *M. heimi*, s'étend sur le mois de novembre et sans doute sur les mois précédant

Source : MNHN, Paris

décembre. Mais nous ne pouvons faire aucune supposition en ce qui concerne l'activité reproductrice pendant le reste de l'année, et par conséquent le cycle de reproduction.

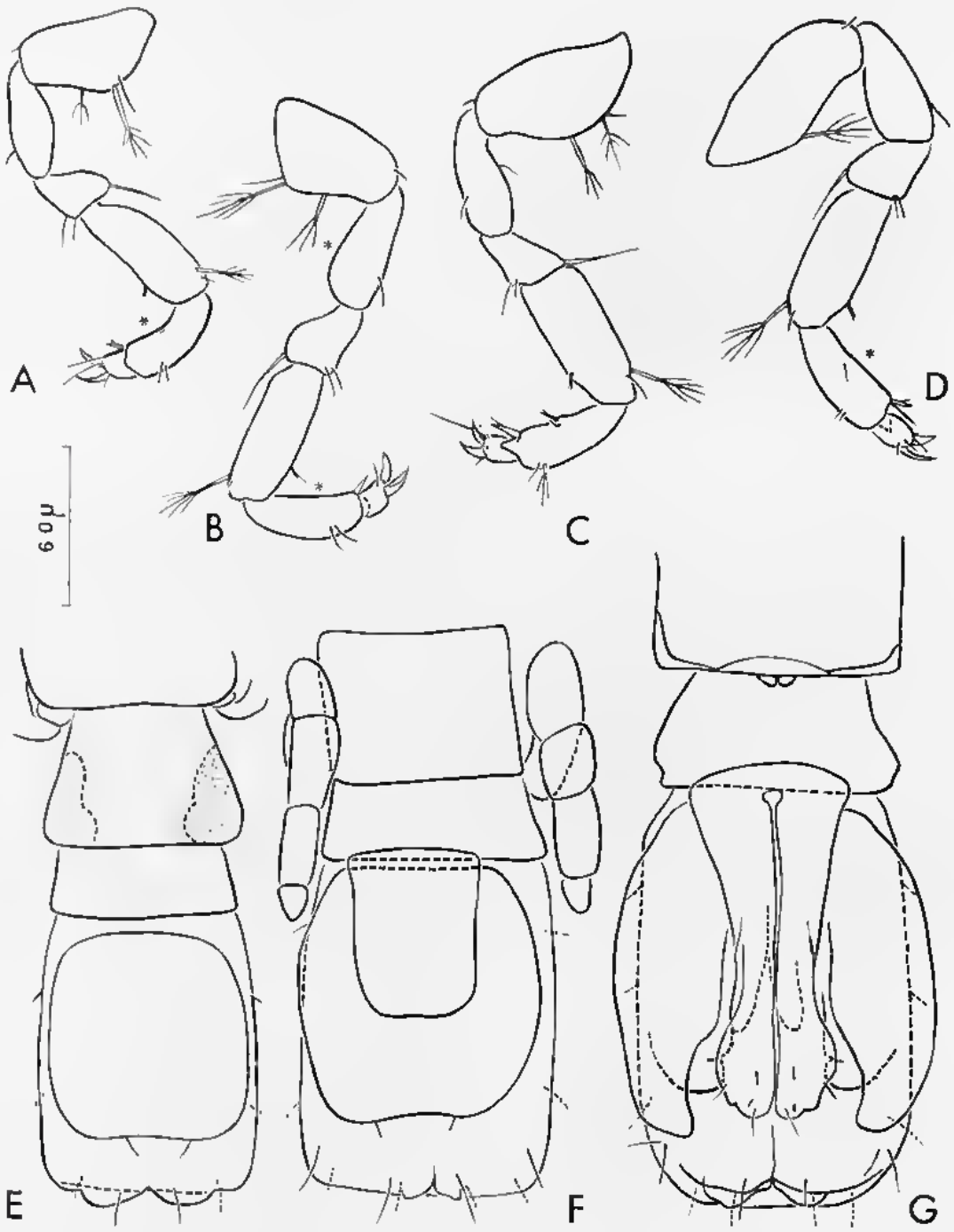


FIG. 58. — *M. heimi*, développement post-embryonnaire. Péréiopode 6 : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III. D, péréiopode 7, stade III. 7e péréionite et pléotelson : E, stade I ; F, stade II ; G, stade III.

Conclusions. — *M. heimi*, espèce marine, ne se distingue des espèces littorales ou dulçaquicoles ni par le mode de reproduction, ni par le développement post-embryonnaire. Les oostégites, le marsupium, la ponte comprenant deux gros œufs, sont un fidèle reflet de ce qui se passe chez *M. marinus* ; les critères définissant les stades I, II et III du développement post-marsupial coïncident exactement, que l'on envisage *M. marinus*, *M. angelieri*, *M. rouchi* ou *M. heimi*. L'état de différenciation onto-

Source : MNHN, Paris

génétique des diverses parties du corps et de tous les appendices avance parallèlement chez *M. heimi* et chez les autres formes étudiées. La seule différence, minime, s'inscrit au niveau de la forme de l'ébauche du pléopode I mâle au stade II, bilobée chez les formes saumâtres et dulçaquicoles, simple plaque entière chez *M. heimi*.

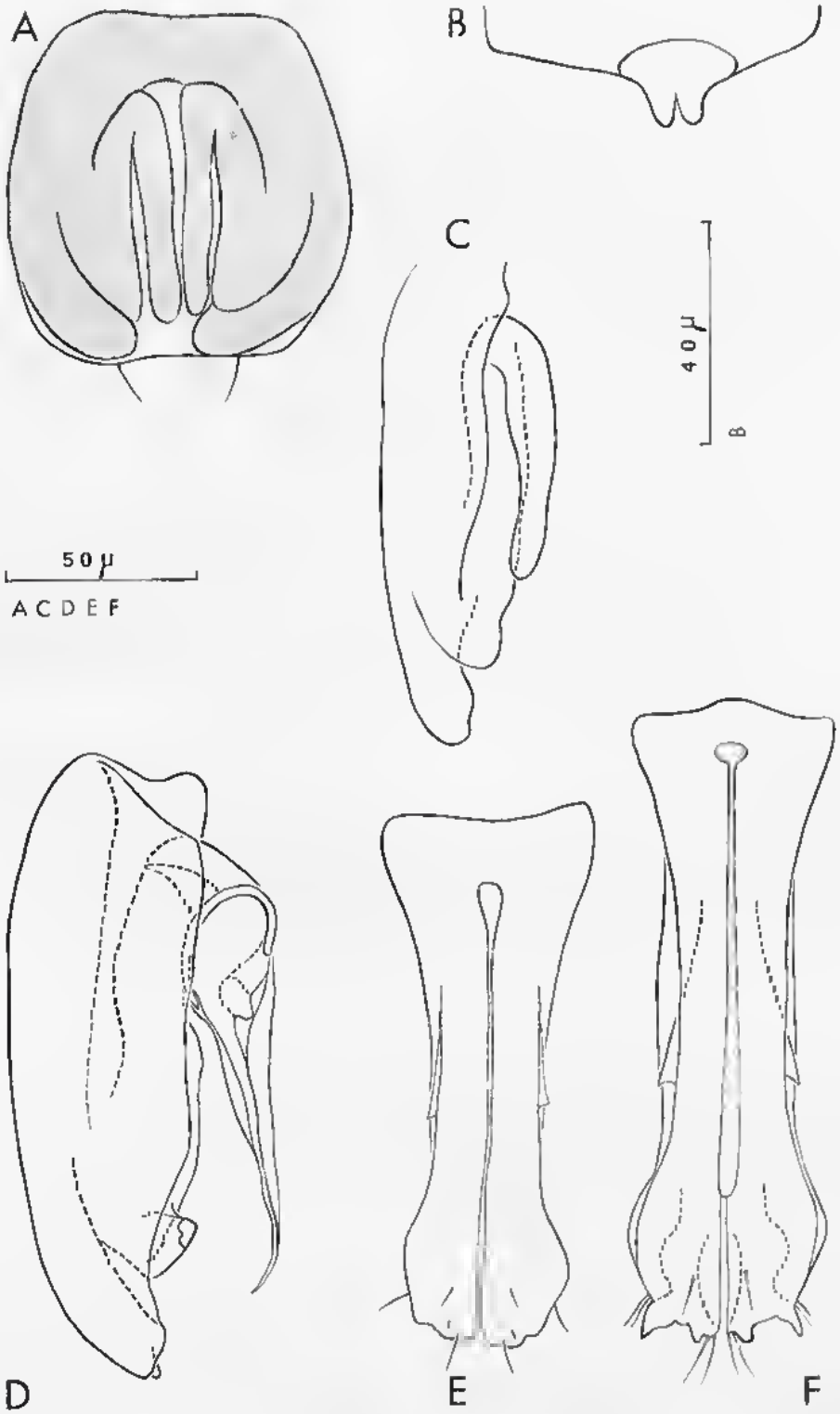


FIG. 59. — *M. heimi*, développement post-embryonnaire. A, pléopode II, stade II mâle avancé ; B, apophyses génitales mâles; C, pléopode II mâle, stade III ; D, même pléopode adulte ; E, pléopode I mâle, stade III ; F, le même adulte.

Source : MNHN, Paris

Nous joignons à l'étude biologique de *M. heimi*, celle du genre *Paracharon*, très voisin de *Microcharon*, et habitant le même lieu.

II. — Paracharon renaudae

P. renaudae cohabite avec *M. heimi* et *M. salvati* dans les sables détritiques coralliens de Nouvelle-Calédonie. Nous avons vu que ce sédiment exclusivement zoogène (99,91% de carbonates de calcium) comporte essentiellement des grains de calibre grossier (de 0,4 à 1 mm) et que l'absence de particules fines (Salvat, 1965) évite le colmatage des méats et assure une bonne irrigation au sein du sable. La prospérité des populations de *Paracharon renaudae* et de *M. heimi* s'explique dans cette région par les conditions écologiques très favorables à la vie interstitielle. *P. renaudae* doit être susceptible de supporter des variations de salinité ; sa situation à l'intérieur de la baie, mais non loin de la passe Saint-Vincent, qui fait communiquer la baie vers le large, impose sans doute des variations de salinité.

1. REPRODUCTION

a) **L'adulte.**

P. renaudae adulte mesure entre 0,62 et 0,82 mm, il s'agit donc d'une forme extrêmement petite, c'est-à-dire bien adaptée au milieu interstitiel. Par contre, les segments du corps sont plus larges que longs, et se divisent en deux régions distinctes comme chez bien des formes de *Janiridae*. Les antennes I, basées sur le même schéma que celles des espèces marines de *Microcharon*, comportent 5 articles ; le cinquième article porte également un bâtonnet hyalin terminal plus ou moins long.

La morphologie des pièces buccales est étroitement calquée sur celle de *Microcharon*. L'épipodite des maxillipèdes est cependant de forme un peu plus rectangulaire, et les articles de la région basale du palpe un peu moins robustes ; 2 crochets arment le bord interne de l'endite. La chétotaxie du palpe suit la formule (1,1 – 2,0 – 4,1 – 4 – 6). Les péréiopodes ne s'insèrent pas dorsolatéralement comme chez *Microcharon*, mais ventrolatéralement, en raison du prolongement latéral des segments du périon ; ils sont un peu plus courts et un peu plus trapus que chez *Microcharon* ; le type chétotaxique diffère sensiblement de celui de *Microcharon* : pas d'épine sur la crête tergale de l'ischion, l'épine submédiane de la crête sternale n'est pas toujours présente (caractère variable chez *P. renaudae*) ; de plus, une crête ciliée distale existe au carpe et au propode des péréiopodes 1 à 4. Le canevas chétotaxique de tous les segments est indiqué sur la figure 62 et apparaît proche du type *Microcharon*. Le pléotelson, plus long que large, se termine par un court lobe encadré de 2 longues soies dorsales et sur lequel s'insèrent 2 minuscules soies ventrales.

Le pléopode II femelle est un opercule plus long que large, nanti de 2 soies très rapprochées distales.

Le pléopode I mâle est très caractéristique, bien que de même structure que celui de *Microcharon*. Il est plus large à la base qu'au sommet ; la partie médiane est plus étroite ; suit une zone renflée, sous laquelle prennent naissance 2 soies, puis une partie rétrécie : c'est à ce niveau que part un mince processus en crochet, tandis que la zone terminale du pléopode, arrondie, offre 3 soies distales et 2 soies subterminales de part et d'autre (fig. 64). Les pléopodes II mâles offrent un contour ovale et sont terminés en pointe mousse. L'exopodite est bifide à son extrémité ; l'endopodite, recourbé sur lui-même, se termine par un stylet peu aigu, qui dépasse largement le sympode (fig. 64).

Les pléopodes III se composent de l'exopodite biarticulé, et de l'endopodite qui porte 3 fortes tiges pennées sur toute leur longueur.

b) **Caractères sexuels primaires et secondaires.**

Caractères sexuels secondaires.

Taille. — Les mâles mesurent entre 0,63 et 0,73 mm, les femelles entre 0,72 et 0,82 mm. Comme chez *Microcharon*, le mâle est donc plus court que la femelle.

Antennes I. — Le bâtonnet hyalin distal de l'antenne I du mâle est presque deux fois plus long que celui de la femelle.

Caractères sexuels primaires.

— *Caractères sexuels primaires permanents.*

Ce sont, comme chez *Microcharon*, les apophyses génitales du mâle très courtes, médianes et ventrales qui saillent à la marge caudale du péréionite 7. Une gouttière longitudinale et médiane court le long du pléopode I mâle, récolte, probablement aussi chez *Paracharon*, le sperme issu des 2 courts pénis, et le conduit par l'intermédiaire des deux rainures symétriques subdistales jusqu'au stylet des pléopodes II qui constituent les véritables organes copulateurs.

Aucune différence sexuelle n'est à noter sur les péréiopodes.

Source : MNHN, Paris

— *Caractères sexuels temporaires chez la femelle.*

Des oostégites se développent et délimitent une cavité incubatrice, le marsupium. Mais ici, contrairement à *Microcharon*, les oostégites n'apparaissent pas en une seule mue. Les femelles dont les ovocytes arrivent à maturation, présentent des oostégites rudimentaires, petits sacs ovalaires, renflés et opaques, appendus à la coxa des péréiopodes 2, 3 et 4.

Lors de la mue suivante, les 3 paires d'oostégites s'épanouissent et deviennent de fines lamelles transparentes, dépourvues d'axe de soutien ; une petite surface opaque persiste au niveau de la zone d'attache au péréiopode comme chez *Microcharon*.

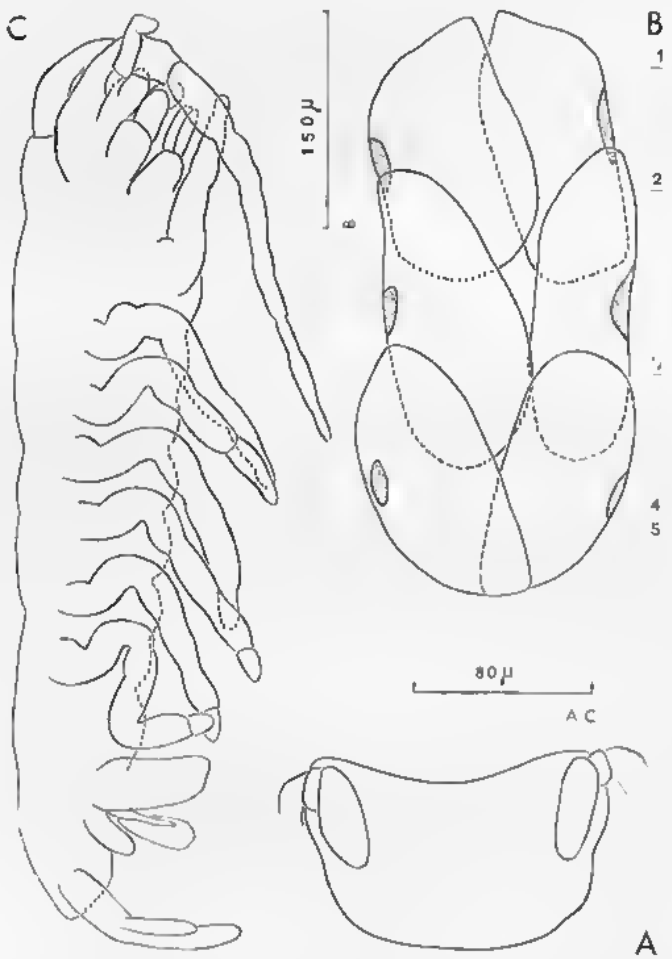


Fig. 60. — *Paracharon renaudae*. A, péréionite 2 d'une femelle en face ventrale : début du développement des oostégites ; B, marsupium ; C, embryon.

c) **Femelle ovigère.**

La femelle qui vient de pondre ses œufs dans le marsupium offre un profil comparable à celui de la femelle ovigère de *Microcharon*, caractérisé par une dépression qui affecte les parois ventrales des péréionites 1, 2, 3, 4, et 5. Une protubérance ventrale du péréionite I limite la dépression dans sa région antérieure, tandis qu'elle se termine insensiblement non loin de la marge caudale du 5e segment.

Les plaques incubatrices antérieures s'appliquent contre le bourrelet ventral du premier segment ; les plaques postérieures, bombées vers l'extérieur, descendent jusqu'à la limite inférieure de la dépression. Les oostégites se recouvrent d'avant en arrière ou d'arrière en avant. Les plaques I offrent une marge antérieure qui forme un angle aigu avec la marge interne ; elles sont recouvertes sur un tiers de leur surface environ par les oostégites 2. Les oostégites 2 et 3 montrent un contour semblable et des dimensions voisines (fig. 60).

Source : MNHN, Paris

Nous avons observé, chez plusieurs femelles ovigères portant des œufs pondus depuis peu (dont le développement n'est pas encore perceptible de l'extérieur), une accumulation de spermatozoïdes dans deux poches symétriques à contour mal défini, situées dorsalement par rapport aux ovaires au niveau du segment 5 ; chacune de ces deux poches semble déboucher dans un conduit arqué à parois fortement chitinisées, transversal par rapport à l'axe du corps, à la limite du 4e péréionite. Chaque poche plus ou moins remplie de spermatozoïdes constitue peut-être un réceptacle séminal.

Le marsupium de *P. renaudae* contient deux gros œufs riches en vitellus, de même aspect que ceux de *M. marinus*. Cette réduction du nombre des œufs montre que *P. renaudae* est une forme bien adaptée au milieu interstitiel.

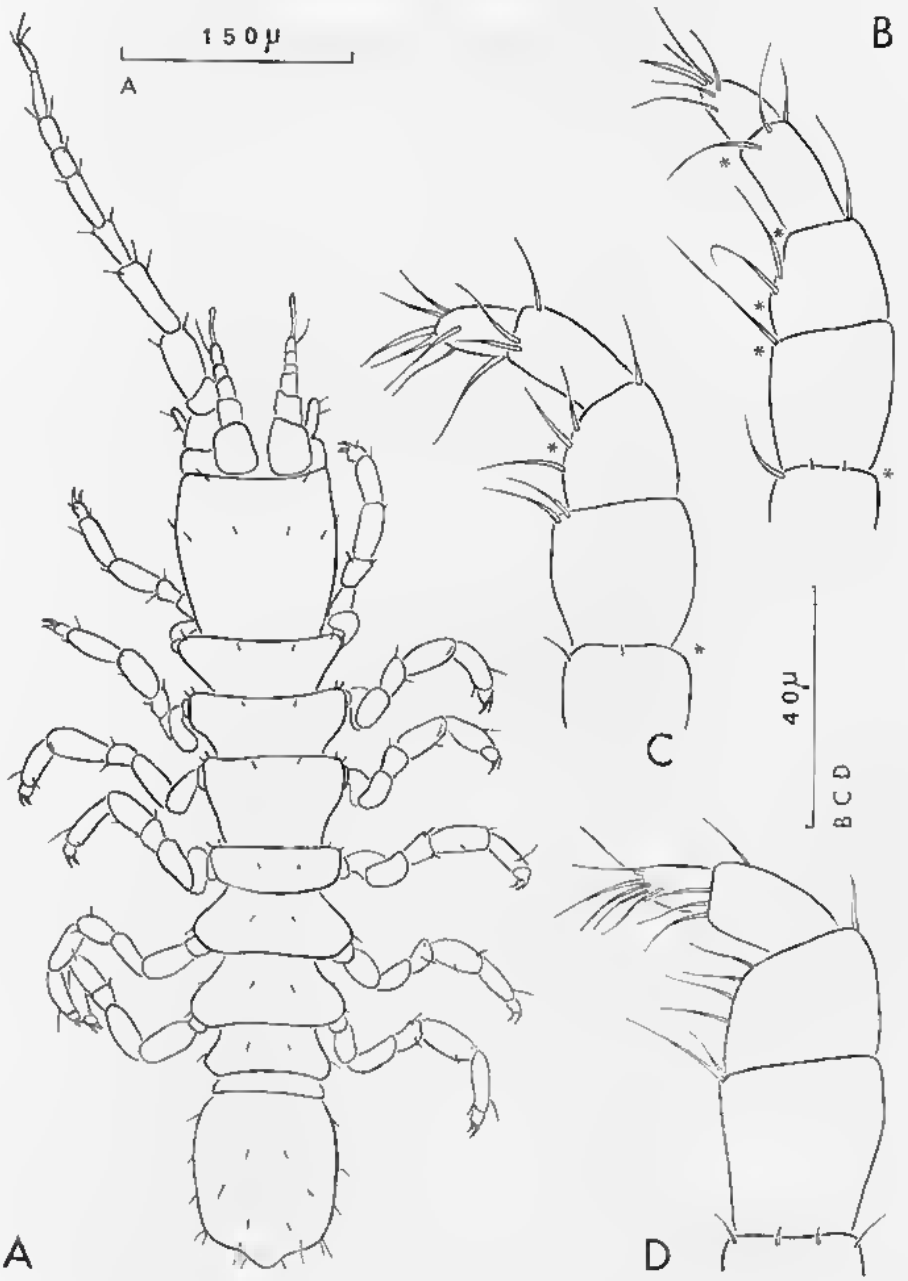


FIG. 61. — *Paracharon renaudae*. A, jeune de stade post-embryonnaire I. Maxillipède : B, stade I ; C, stade II ; D, stade III.

L'état peu avancé du développement des œufs des femelles ovigères à la date du prélèvement de SALVAT, ne permet pas d'envisager l'étude du développement intramarsupial. Cependant, une

Source : MNHN, Paris

femelle porte un seul embryon (fig. 60, C) qui semble comparable au stade F de la phase larvaire de *M. marinus* : les ébauches de tous les appendices sont présentes, à l'exception de celles des péréiopodes 7 et du pléopode I mâle, et la segmentation du corps et des appendices est déjà apparente ; aucune trace de vitellus ne persiste. Cet embryon occupe toute la cavité incubatrice ; il est orienté dans le sens opposé à celui de la mère ; la tête se trouve au niveau du 5e segment de la femelle, les uropodes au niveau du 1er segment. La taille énorme de l'embryon par rapport à la mère maintient le marsupium béant. On peut donc concevoir, comme dans le cas de *M. marinus*, que l'un des deux œufs, dont le volume devient trop important au cours du développement, a pu être éjecté plus ou moins tôt dans le milieu ambiant ; par suite de la pression trop forte qui s'exerce sur les parois du marsupium, les lamelles marsupiales se disjoignent et laissent échapper l'un des œufs.

2. DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Les critères servant de base à la définition des stades successifs du développement post-embryonnaire de *Microcharon* peuvent s'appliquer au développement de *Paracharon renaudae*.

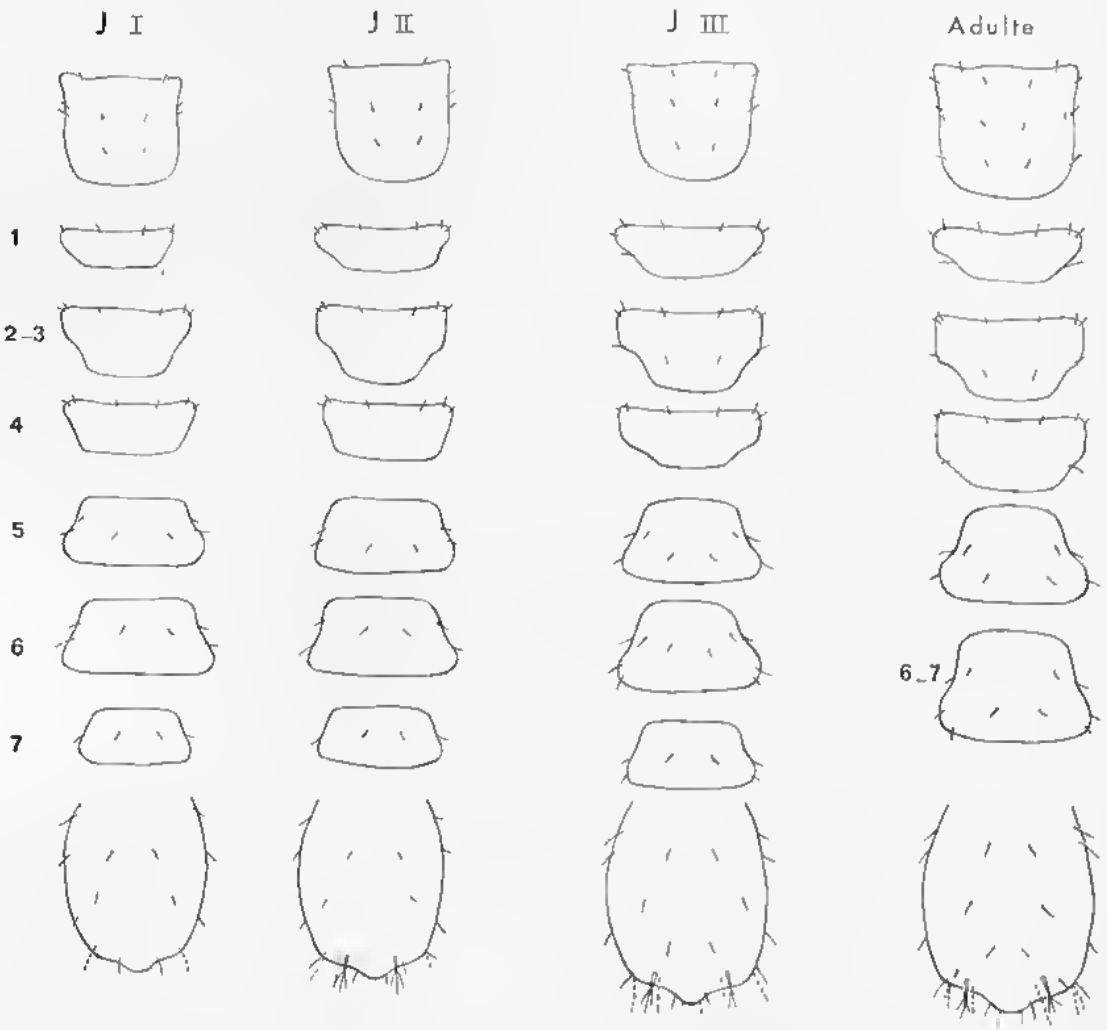


FIG. 62. — *Paracharon renaudae*. Tableau schématique de l'évolution chétotaxique des segments du corps au cours du développement post-embryonnaire.

a) Stade I.

Le jeune qui sort du marsupium mesure entre 0,466 et 0,569 mm (fig. 61). On remarque tout de suite la partie antérieure du corps plus large que la partie postérieure. Le 7e péréionite très réduit

Source : MNHN, Paris

se caractérise par l'absence des péréiopodes et par sa chètotaxie pauvre. L'ornementation des autres segments du corps est également rudimentaire (fig. 62) ; les segments 5 et 6 sont les seuls du péréion nantis de soies pleurales (cf. *M. marinus*).

Les antennes I possèdent 5 articles comme chez l'adulte. Le bâtonnet hyalin, court, distal est présent.

Les antennes II comportent 6 articles au fouet (nous ne connaissons pas le nombre définitif d'articles chez l'adulte, celui-ci ayant perdu ses antennes au cours du prélèvement ou du transport).

Les maxillipèdes sont caractéristiques du stade 1 par l'absence de l'un des crochets du bord interne de l'endite et par la chétotaxie très incomplète du palpe (1,0 – 1,0 – 2,1 – 3 – 6) (fig. 61).

Les péréiopodes sont au nombre de 6 et présentent, dès ce stade, une chétotaxie complète. Le péréiopode 7 est absent.

Le pléopode II de tous les jeunes adopte la forme femelle, de sorte qu'aucune différence sexuelle ne se manifeste à ce stade (fig. 63).

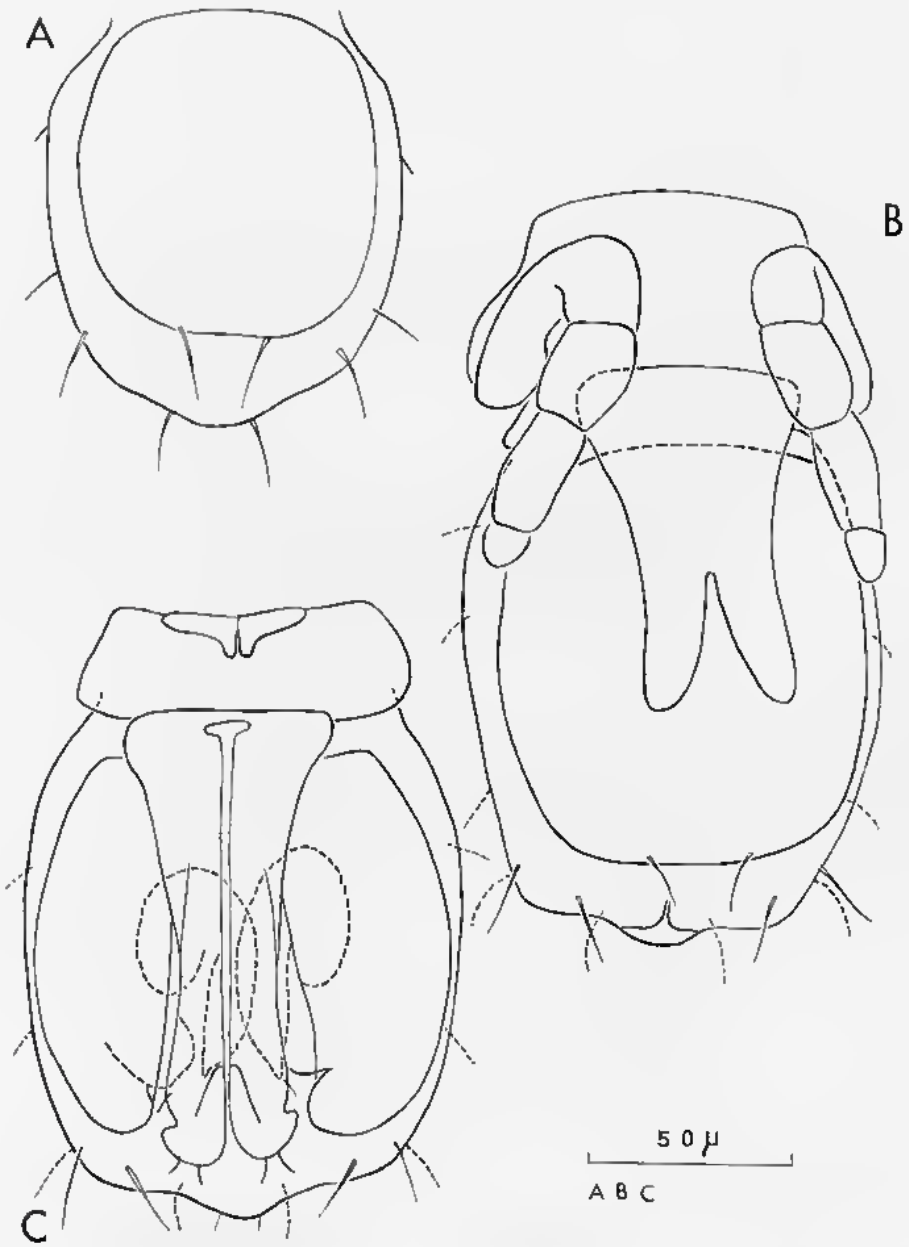


FIG. 63. — *Paracharon renaudae*. Pléotelson en face ventrale au cours du développement post-embryonnaire : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III.

Source : MNHN, Paris

b) **Stade II.**

L'animal mesure environ 0,569 mm. Le 7e péréionite s'élargit un peu et possède les ébauches des péréiopodes 7 ; sa chétotaxie ne se modifie pas, par rapport au stade I. De nouvelles soies naissent sur le péréionite I et le pléotelson.

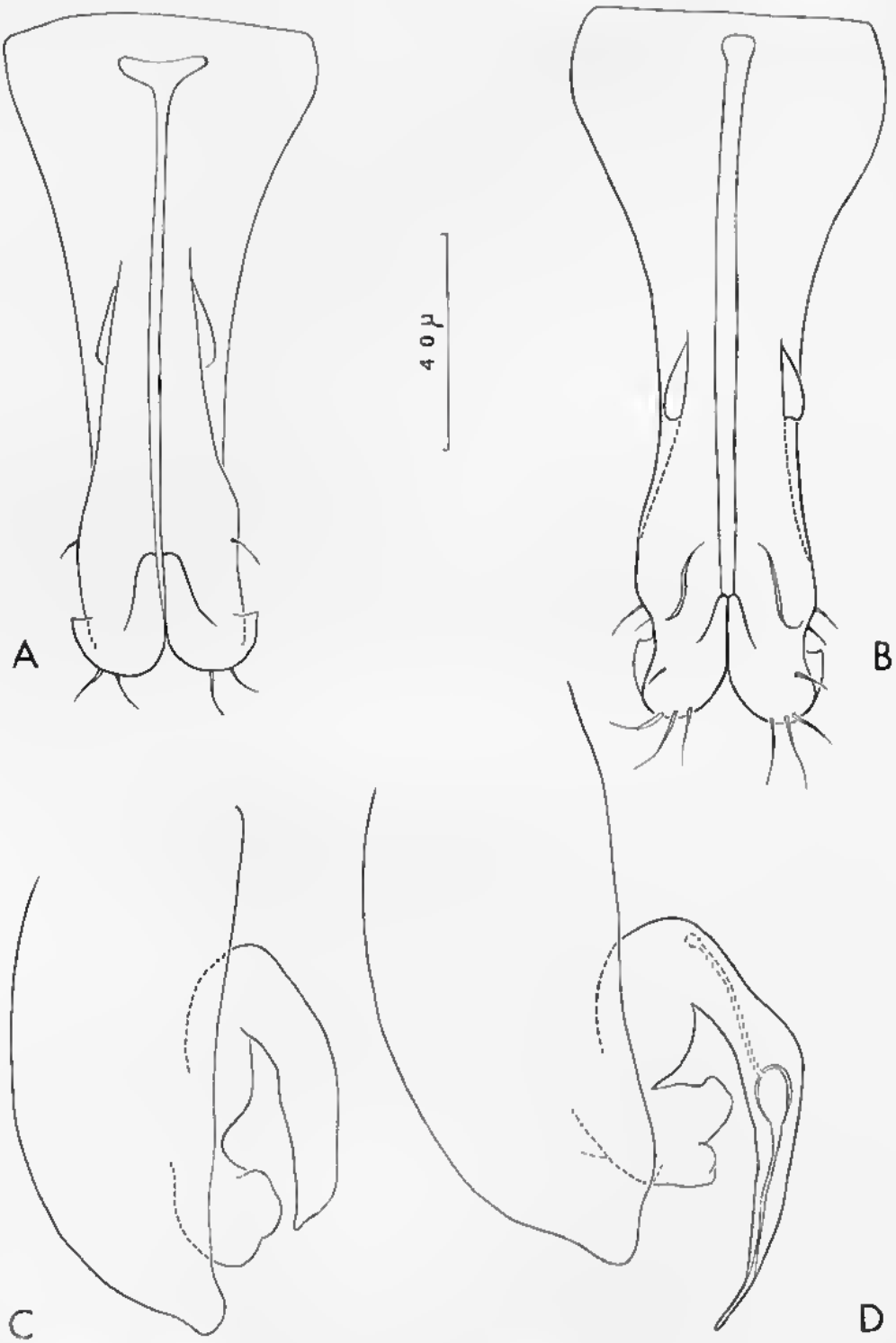


Fig. 64. — *Paracharon renaudae*. Pléopodes I et II mâles au cours du développement post-embryonnaire : A, stade III ; B, adulte. C, stade III ; D, adulte.

Source : MNHN, Paris

La chétotaxie du palpe des maxillipèdes s'enrichit (1,0 – 2,0 – 3,1 – 4 – 6), et le second crochet apparaît au bord interne de l'endite (fig. 61).

Les péréiopodes 1 à 6 s'accroissent en longueur, sans modifier leur ornementation.

Les péréiopodes 7 apparaissent sous la forme d'ébauches qui s'insèrent ventrolatéralement, et se dirigent tout d'abord vers le bas et vers la région antérieure du corps, puis se retournent vers l'arrière du corps. Ces ébauches possèdent des articulations et sont glabres.

L'acquisition de l'ébauche du pléopode 1 du mâle est une caractéristique du stade II. Cette ébauche démunie de soies est bilobée dans la région distale et chacun des lobes diverge vers l'extérieur. Tous les animaux gardent le pléopode II de type femelle.

c) **Stade III.**

La morphologie du jeune se rapproche de celle de l'adulte, ainsi que la chétotaxie, grâce au gain de quelques soies supplémentaires (soies pleurales des segments 1 et 2, soies caudales du segment 6, soies pleurales du péréionite 7 et petites soies caudales ventrales du pléotelson). Cependant, la chétotaxie n'est pas encore celle de l'adulte (fig. 62).

Le bâtonnet hyalin terminal de l'antenne 1 du mâle se différencie à peine de celui de la femelle, légèrement plus court.

L'addition des soies manquant au stade II sur le maxillipède complète son ornementation (fig. 61).

Les péréiopodes 7 deviennent fonctionnels ; ils prennent l'aspect adulte, mais restent plus courts que P 6.

Le pléopode II des femelles garde le même aspect qu'au stade II ; il s'allonge légèrement. Le pléopode 1 du mâle s'allonge et dépasse les pléopodes II ; il prend un aspect très voisin de celui de l'adulte, avec le renflement caractéristique de la région subdistale, le processus en crochet subterminal et la région distale arrondie. Le nombre de soies est plus restreint que celui de l'adulte. Les pléopodes II se libèrent sous une forme proche de celle de l'adulte par le sympode ; l'endopodite retourné sur lui-même se termine par un lobe court et non par une pointe acérée (fig. 64).

Le stade adulte succède au stade III. C'est à ce stade seulement que le caractère sexuel secondaire des antennes 1 du mâle prend toute son ampleur par l'allongement du bâtonnet hyalin distal ; celui de la femelle demeure court.

La chétotaxie se complète sur tous les segments du corps, ainsi qu'au pléopode 1 du mâle. Les péréiopodes 7 sont aussi longs ou plus longs que les péréiopodes 6.

Les pléopodes 1 et II prennent l'aspect adulte (fig. 64).

Le prélèvement de décembre 1961 comprend des jeunes de stade 1 et II abondants, quelques jeunes de stade III et de nombreux adultes, dont plusieurs femelles ovigères. La richesse de ce prélèvement isolé ne permet en rien de préjuger du cycle de reproduction de *P. renaudae*. Il est simplement possible de déduire qu'une fraction de la période d'activité reproductrice se situe en novembre et en décembre, ainsi que pendant les mois précédents ; mais nous ignorons tout de la durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire.

Conclusions. — Les observations biologiques au sujet de *P. renaudae* mettent en évidence de nombreux points communs avec les résultats biologiques concernant les diverses espèces de *Microcharon*. *P. renaudae* ne pond que deux œufs qui se développent au sein du marsupium délimité par 3 paires d'oostégites. A la suite du développement intramarsupial, le jeune, libéré de la chambre incubatrice, passe par une série de 3 stades post-embryonnaires avant de devenir adulte ; chacun des stades se superpose parfaitement chez l'un et l'autre genre et peut être défini par des critères très stricts communs aux deux genres.

D. — CONCLUSIONS RELATIVES A LA BIOLOGIE DU GENRE *MICROCHARON*

La confrontation des modalités du comportement et de la reproduction des espèces littorales, dulçaquicoles et marines de *Microcharon* souligne de nombreux aspects communs, impressionnés par le mode de vie interstitielle. *M. marinus* sert de référence pour les comparaisons avec les autres espèces.

Source : MNHN, Paris

Microcharon, habitant des sables grossiers des plages littorales, des nappes phréatiques et des fonds marins peu profonds est lié au sable par un thigmotactisme puissant. Il est susceptible de supporter des variations de température et de salinité (*M. marinus*, *M. angelieri*, *M. heimi*). Il manifeste une spécificité écologique peu stricte par rapport au calibre des éléments sableux : il ne colonise que les sables composés de grains compris entre 0,50 et 2 mm, dépourvus d'éléments fins, peu tassés et bien irrigués. Incapable de nager, il parcourt rapidement la dense anastomose des canalicules intrasableux en marchant. Il se nourrit de fines particules nutritives (matières organiques, limon phréatique, micro-éléments qui floculent au contact de la zone de déferlement des vagues).

Le mâle est plus court et plus étroit que la femelle. Un caractère sexuel secondaire peut se manifester au niveau de ses antennes 1 : le nombre de bâtonnets hyalins de l'avant-dernier article augmente (*M. boui*, *M. juberthiei ramosus*) ou bien le bâtonnet hyalin terminal s'allonge (*M. heimi*). Le mâle se différencie de la femelle par des caractères sexuels primaires permanents : les deux courtes apophyses génitales situées dans la zone médiane et caudale du 7e sternite thoracique ; les deux canaux déférents aboutissent à leur niveau. Les deux premières paires de pléopodes mâles sont différenciées en appendices copulateurs ; le premier, muni d'un long canal médian, transmet le sperme aux seconds le long de cette gouttière longitudinale, puis, par l'intermédiaire de deux rainures situées du côté interne, dans lesquelles s'engage le stylet de l'endopodite des pléopodes II. Nous n'avons pas observé l'accouplement, mais un tel dispositif permet de supposer que l'endopodite des pléopodes II est bien l'organe d'intromission des éléments reproducteurs mâles dans les voies génitales femelles.

Aucun caractère sexuel ne marque les péréiopodes.

La femelle développe, au moment de la ponte, 3 paires d'oostégites, caractères sexuels temporaires. Ces lamelles incubatrices fines et transparentes (sauf au niveau de la zone d'attache à la coxa des péréiopodes qui demeure opaque sur une faible surface), démunies d'axe de soutien chitineux, sont adjointes à la coxa des péréiopodes 2, 3 et 4. Elles délimitent le marsupium qui contient les œufs.

Les oostégites apparaissent en une seule mue chez toutes les espèces observées, sans offrir de stade préliminaire à oostégites rudimentaires (*Paracharon*). Ils chevauchent largement dans la région médiane, s'imbriquent d'avant en arrière le plus souvent, parfois d'arrière en avant, et recouvrent entièrement la dépression ventrale qui creuse les sternites 1, 2, 3, 4 et 5 des femelles ovigères. Ils déterminent ainsi une cavité close, délimitée par un bourrelet ventral du 1er péréionite et la marge caudale de la dépression du 5e segment. Le marsupium héberge 2 œufs seulement, œufs de forte taille, chargés en réserves vitellines, dont les dimensions se situent autour de 140 à 170 µ / 225 à 270 µ. La ponte compte 2 œufs. La reproduction de *Microcharon* est donc fortement influencée par le mode de vie dans le milieu interstitiel. En effet, la taille élevée et la réduction du nombre d'œufs sont deux phénomènes en corrélation étroite, et caractéristiques des formes interstitielles et souterraines (Delamare Debouteville, 1960 ; Vandel, 1964).

L'étude du développement intramarsupial de *M. marinus* a pu être suivie. La vie marsupiale se divise en deux étapes principales : la phase embryonnaire et la période larvaire, séparées par la déhiscence du chorion. La phase embryonnaire s'étend de l'œuf qui vient d'être pondu au stade C au cours duquel apparaissent les ébauches des pièces buccales et des 6 premiers péréiopodes. La phase larvaire comprend les stades D, E et F ; au stade D, l'embryon maintient sa courbure primitive et complète les ébauches de ses appendices ; au stade E, la courbure de l'embryon change et la segmentation du péréion commence ; le vitellus persiste, refoulé dans une bosse dorsale céphalique ; au dernier stade, F, la « bosse vitelline » disparaît, la segmentation se poursuit.

Une mue fait passer l'embryon de la vie intramarsupiale à la vie extramarsupiale ou post-embryonnaire. Un seul embryon parvient au terme du développement intramarsupial. Le développement des 2 œufs est légèrement décalé dans le temps. Les données fragmentaires recueillies à propos de *M. angelieri* et *M. rouchi*, tendent à montrer que le développement intramarsupial de ces espèces s'accomplit selon un rite très analogue à celui de *M. marinus*.

Le développement post-embryonnaire conduit le jeune qui s'échappe des lamelles incubatrices maternelles à l'adulte, en 3 stades, le 4e coïncidant avec le stade adulte. Chaque stade peut être caractérisé de la façon suivante :

Stade I :

— 6 paires de péréiopodes,
— péréionite 7 réduit,
— sobriété chétotaxique du céphalon, des segments 1, 2, 3, 4 et 7 du péréion, du pléotelson, des maxillipèdes, remarquable par l'absence des mêmes soies chez les espèces différentes,

Source : MNHN, Paris

— absence du, ou des bâtonnets hyalins distaux de l'avant dernier article de l'antenne II (espèces saumâtres et dulçaquicoles),

— absence de l'épine de la crête tergale de l'ischion et de l'épine de la crête sternale du propode sur tous les péréiopodes,

— sexes non différenciés : un seul pléopode présent : le pléopode II, d'aspect femelle.

Stade II :

— apparition de l'ébauche des péréiopodes 7,

— péréionite 7 réduit,

— chétotaxie incomplète malgré l'addition de quelques soies au segment I, au pléotelson et au maxillipède,

— absence du, ou des bâtonnets hyalins distaux du 5e article de l'antenne II,

— absence de l'épine de la crête tergale de l'ischion et de l'épine de la crête sternale du propode sur tous les péréiopodes,

— apparition de l'ébauche du pléopode I chez le mâle, première manifestation de la différenciation des sexes.

Stade III :

— péréionite 7 d'aspect adulte, mais plus court que le péréionite 6,

— chétotaxie complète sur tout le corps et tous les appendices à l'exception des péréiopodes 7 et du pléopode I mâle,

— les péréiopodes 7 deviennent fonctionnels, mais demeurent plus courts que les péréiopodes 6,

— le pléopode I mâle tend vers la morphologie adulte,

— libération des pléopodes II mâles, avec un endopodite court et non acéré.

Ces critères, immuables chez *Microcharon*, se répètent chez toutes les espèces étudiées. *Paracharon renaudae* se développe selon la même succession de stades, avec seulement une minime différence décelable au stade III : la chétotaxie qui est un peu plus fournie que celle de *Microcharon*, n'est pas encore complète à ce stade. L'ornementation définitive n'apparaît qu'au stade adulte.

Notons que les pléopodes I et II mâles n'apparaissent pas simultanément, aussi bien chez *Microcharon* que chez *Paracharon*. Cette remarque prendra toute son importance dans le chapitre relatif aux comparaisons avec les Isopodes des milieux ouverts.

Les caractères sexuels secondaires (taille, bâtonnets hyalins des antennes I) ne se manifestent qu'à partir du stade III, faiblement tout d'abord ; ils ne prennent toute leur ampleur qu'au stade adulte.

Remarquons aussi que 3 stades seulement sont nécessaires pour mener le jeune à l'adulte. Chacun d'eux dure environ un mois chez *M. marinus* et un peu plus d'un mois chez *M. angelieri*. La période de développement intramarsupiale semble voisine de deux mois.

Les femelles de *M. marinus* se reproduisent chaque année d'avril à septembre, simultanément dans le Roussillon, en Corse et en Sardaigne. *M. marinus* présente un cycle de reproduction annuel et saisonnier. La génération fille d'été procrée l'année suivant sa naissance. Une partie des mâles et de nombreuses femelles succombent après la période de reproduction. Chez *Microcharon angelieri*, une telle périodicité du cycle sexuel n'a pu être mise en évidence. Les femelles se reproduisent vraisemblablement toute l'année, avec un effectif maximum en fin d'année. Il y aurait donc une atténuation de la périodicité reproductrice qui indique peut-être que dans le milieu plus stable des nappes phréatiques continentales, le cycle sexuel tend à perdre son rythme saisonnier. Les données recueillies au sujet de *M. rouchi* et *M. juberthiei* situent une partie de l'activité reproductrice de ces espèces respectivement au début de l'année (janvier à mai) et en mai, juin, juillet, septembre et octobre, et semblent en faveur de cette hypothèse. Cette absence de périodicité caractérise un grand nombre de formes souterraines, comme nous le verrons ci-dessous, mais ne représente pas une règle absolue.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

LE GENRE *ANGELIERA* ÈTUDE BIOLOGIQUE

Cette étude s'appuie sur l'espèce *Angeliera phreaticola*, découverte par ANGELIER dans les sables du Racou (Pyrénées-Orientales).

A. phreaticola Chappuis et Delamare cohabite avec *M. marinus* dans les plages sableuses littorales méditerranéennes. C'est dire que les conditions écologiques que nous avons citées au sujet de *M. marinus* s'appliquent à *A. phreaticola*.

L'élevage de *A. phreaticola* s'avère encore plus délicat que celui de *M. marinus*. C'est une espèce moins robuste et beaucoup plus fragile que *M. marinus*. L'extraction hors du milieu interstitiel est une manœuvre fort critique pour *Angeliera*, dont il ne subsiste, bien souvent, qu'un petit nombre vivant à l'arrivée au laboratoire. Tous les élevages mis en train se sont soldés par un échec au bout d'un temps relativement court.

1. REPRODUCTION

a) **L'adulte.**

L'espèce a été décrite par CHAPPUIS et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, puis reprise par SCHULZ à l'occasion de la découverte de *A. phreaticola ischiensis*.

L'animal adulte mesure de 1,35 à 1,85 mm. Les deux bords latéraux du corps ne sont pas rectilignes et parallèles comme chez *M. marinus*, mais légèrement ondulés, car chaque segment du péréion offre une limite pleurale courbe (habitus, fig. 65). Le céphalon est un peu plus large que les autres segments du corps. Tous les péréionites sont plus hauts que larges. La chétotaxie de tous les segments du corps est indiquée sur la figure 72. On peut distinguer un lobe tergal muni de 2 soies dans la région subcaudale de chaque segment 5, 6 et 7.

Les antennes I comptent 7 articles ; les antennes II se composent d'une hampe de 6 articles et d'un fouet de 8 articles (fig. 70). Les mandibules, dépourvues d'apophyse molaire offrent un palpe triarticulé dont le dernier article bananiforme porte une rangée de fines soies. L'endite du maxillipède est armé de 2 crochets et de 5 à 10 épines subterminales au bord interne ; sa marge distale s'orne de 6 tiges flexueuses, recourbées vers le côté interne, ce nombre étant constant chez l'adulte.

Les péréiopodes s'insèrent dorsalement. La première paire porte 2 griffes terminales, les autres paires 3 griffes. Le carpe de tous les péréiopodes présente une épine aux 2/3 de la crête sternale, précédée d'une petite soie. Les péréiopodes 7 sont égaux, ou à peine plus longs que les péréiopodes 6. Les pléopodes I mâles, coalescents à leur base recouvrent presque complètement les seconds pléopodes ; les 2 lobes terminaux à bords internes parallèles s'écartent vers l'extérieur et forment un crochet externe encadré de 2 paires de courtes soies. Une autre soie s'insère à la marge distale arrondie de chaque lobe. Les pléopodes II, bâtis sur le type commun à tous les Parasellides, offrent un sympode à bords presque droits, l'exopodite en lobe court, et l'endopodite recourbé sur lui-même, terminé par un stylet longuement effilé.

Les femelles ont le pléopode II bilobé.

Les uropodes sont relativement moins développés que chez *M. marinus*.

b) **Dimorphisme. Caractères sexuels primaires et secondaires.**

Caractères sexuels secondaires.

Taille. — Comme chez *Microcharon*, le mâle se distingue de la femelle par une taille inférieure et par son corps un peu plus étroit (mâle : 1,38 à 1,76 mm ; femelle : 1,38 à 1,85 mm).

Caractères sexuels primaires.

— *Caractères sexuels primaires permanents.*

Ce sont, d'une part, les 2 pénis, beaucoup plus longs que chez *Microcharon*, arqués vers l'intérieur, issus du bord pleural subcaudal du péréionite 7, d'autre part, les 2 paires de pléopodes mâles différenciés en appareil copulateur ; mais ici, la gouttière du pléopode I n'existe pas ; nous suivons par contre le trajet d'une rainure qui part d'une zone « collectrice » médiane subproximale, et qui aboutit au crochet du bord externe ; il s'agit sans doute là du chemin suivi par les produits mâles le long du pléopode I.

Source : MNHN, Paris

Une modification sexuelle intéresse les péréiopodes 5 du mâle dont le carpe très élargi possède une épine plus forte que celle des femelles ; le propode montre un bord sternal concave de sorte que l'ensemble de l'extrémité des péréiopodes 5 du mâle détermine une pince préhensile, sans doute destinée au maintien de la femelle pendant l'accouplement.

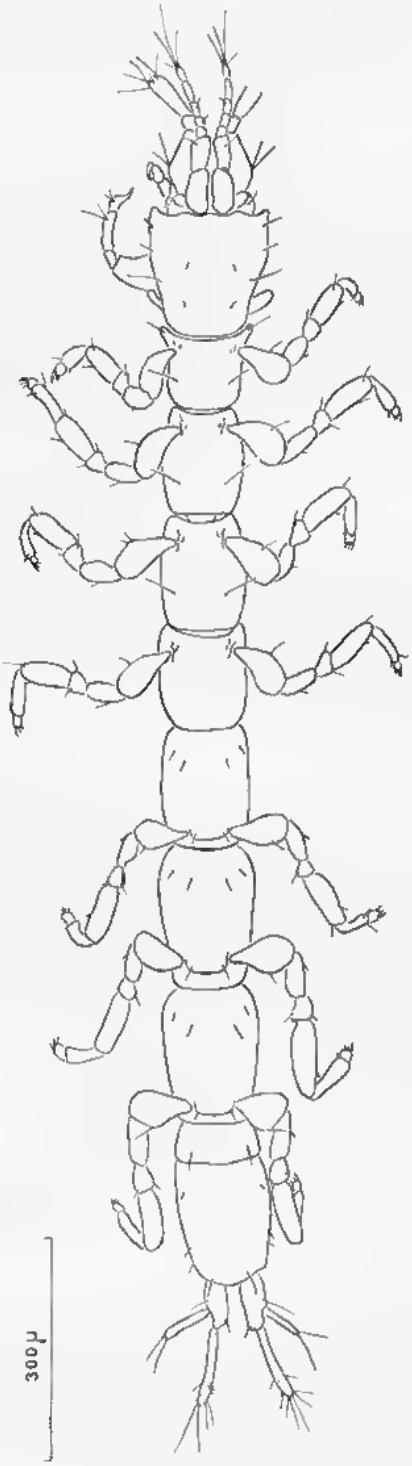


Fig. 65. — *Angeliera phreaticola*. Le mâle adulte, habitus.

Source : MNHN, Paris

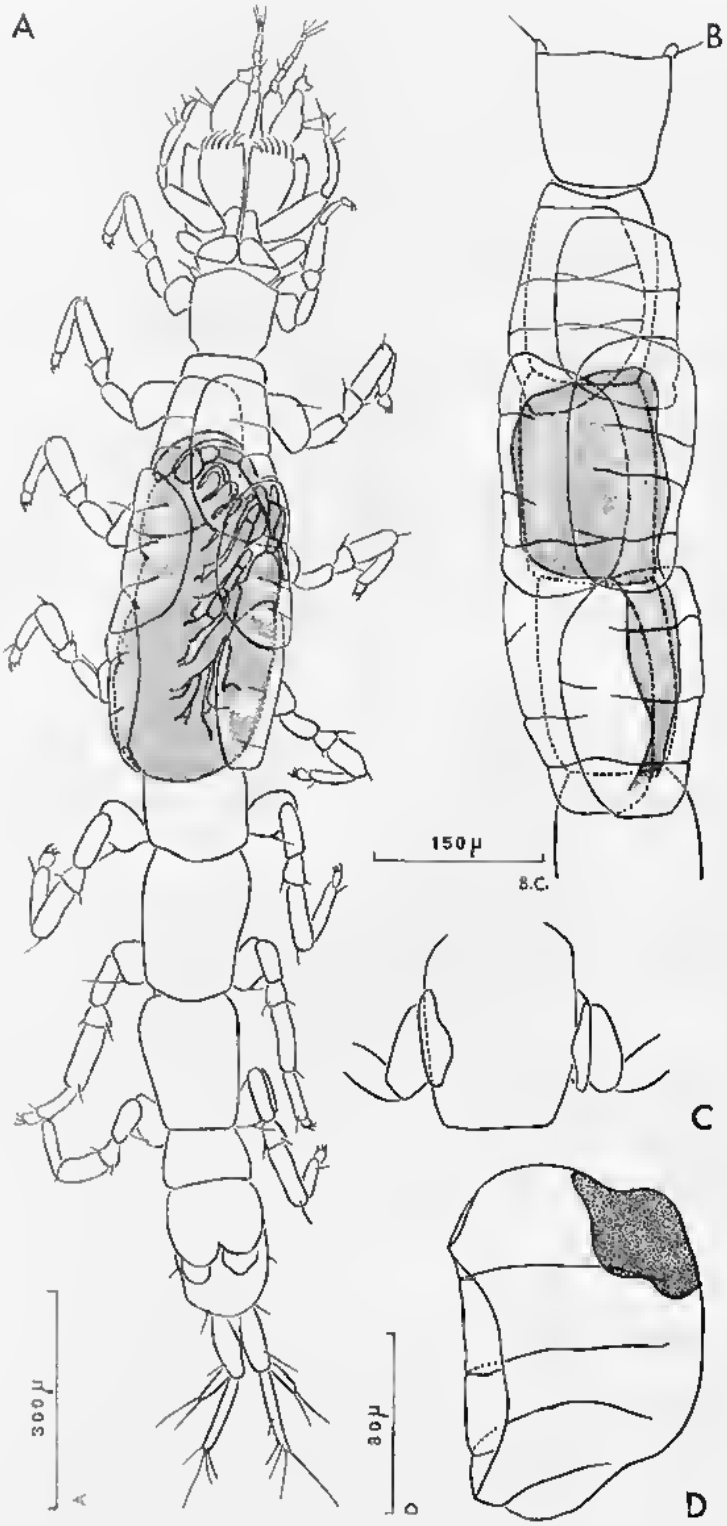


FIG. 66. — *Angeliera phreaticola*. A, femelle gestante portant un embryon de stade avancé ; B, marsupium ; C, début de l'épanouissement des oostégites ; D, oostégite 2.

— *Caractères temporaires chez la femelle : oostégites, marsupium.*

Les oostégites se développent au moment de la ponte. *A. phreaticola* ovigère possède 3 paires d'oostégites rattachés aux péréiopodes 2, 3 et 4, comme chez *Microcharon*. Ce sont de fines lamelles

Source : MNHN, Paris

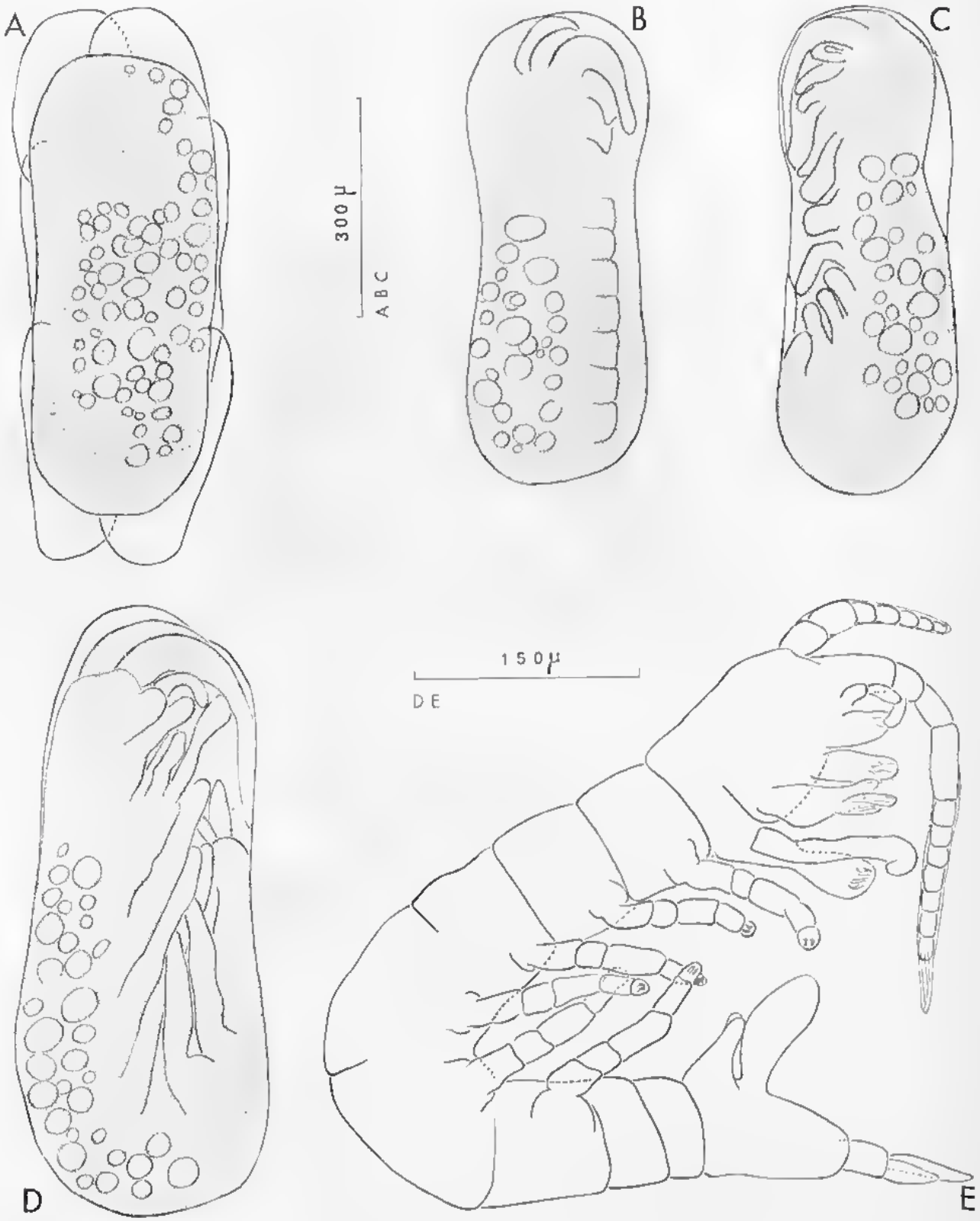


Fig. 67. — *A. phreaticola.* A, l'œuf ; B, C, D, E, stades successifs du développement embryonnaire.

Source : MNHN, Paris

transparentes qui apparaissent striées transversalement ; ces stries déterminent de petites encoches lorsque l'on examine un oostégite de profil, et traversent chaque plaque incubatrice de part en part ; elles sont au nombre de 4. Peut-être s'agit-il d'axes de soutien ? Comme chez *Microcharon*, il persiste autour de la zone d'attache de l'oostégite, une petite surface opaque qui représente sans doute un vestige du mésenchyme vivant qui occupe l'intérieur de l'oostégite au moment de son déploiement. Les oostégites semblent apparaître en une seule mue, dans la majorité des cas ; cependant nous avons trouvé de petites excroissances lamelliformes recourbées sur elles-mêmes adjointes à la coxa des péréiopodes 2, 3 et 4 ; la femelle avait-elle été fixée au moment précis où les oostégites commençaient à s'épanouir, juste après la « mue parturiale » ? Il est peu vraisemblable qu'il s'agisse d'un « stade préparatoire » à oostégites rudimentaires, car si un tel phénomène existait chez *A. phreaticola*, nous aurions trouvé régulièrement des femelles munies de ces petites excroissances. Nous avons fixé plusieurs femelles dont les oostégites venaient juste d'arriver à leur complète extension, encore opaques et garnis de ce mésenchyme vivant qui régresse ensuite simultanément à l'intérieur de toutes les lamelles. A ce stade, ils ne sont pas jointifs. Ils limitent le marsupium ou chambre incubatrice. Ils chevauchent dans la région médiane sur une grande partie de leur surface au début du développement des œufs : les oostégites gauches recouvrent ceux de droite de façon constante. L'agencement des plaques successives les unes par rapport aux autres peut se présenter de la façon suivante : les plaques 2 recouvrent les plaques 1 et 3 (fig. 66), ou bien les plaques 3 recouvrent les plaques 2 qui recouvrent les plaques 1. Elles sont bombées vers l'extérieur, et ne débordent pas sur le péréionite 1. Toutes les plaques offrent le même contour plus ou moins ovalaire. Les oostégites 3 s'appliquent vers l'arrière sur le début du 5e péréionite.

c) **Femelle ovigère.**

Nous n'avons pas eu la chance de pouvoir observer l'accouplement. Par contre, il est possible que nous ayons fixé une femelle au moment précis de la ponte (fig. 66, B). Le marsupium déjà formé contient en effet une masse plus ou moins rectangulaire encore mal définie, qui se prolonge vers l'arrière par une partie étroite de plus en plus mince; l'ensemble se présente plutôt comme une coulée projetée du côté gauche au niveau du 5e péréionite. Il pourrait s'agir de l'émission de l'œuf très déformé, projeté hors des voies génitales femelles ; sa structure est très homogène. Le péréion de cette femelle montre d'ailleurs une meilleure transparence que celui de la femelle prête à pondre.

La femelle incubatrice examinée de profil présente, comme *Microcharon*, une dépression ventrale le long des péréionites 2, 3 et 4 ; celle-ci est donc moins étendue que chez *Microcharon*, et sa limite demeure indécise, car les péréionites reprennent insensiblement leur calibre normal. Les oostégites 1 ne s'appliquent donc pas contre un bourrelet comme chez *Microcharon*, et le marsupium n'est pas clos vers l'avant, ni vers l'arrière, car les oostégites sont peu bombés.

La femelle de *Angeliera phreaticola* ne pond qu'un œuf. La réduction du nombre d'œufs est donc poussée à l'extrême chez cette espèce, témoignage d'une adaptation poussée au milieu interstitiel. L'œuf, allongé, adopte un contour presque rectangulaire. Sa grande taille (492 à 552 µ / 160 à 190 µ) et sa richesse en vitellus sont aussi deux caractères remarquables d'adaptation au milieu souterrain. L'œuf est maintenu contre la paroi ventrale de la mère par les oostégites.

2. DÉVELOPPEMENT INTRAMARSUPIAL

Nous ne retraçons pas en détail tous les évènements du développement intramarsupial qui se déroule d'une manière assez semblable à ce qui se passe chez *M. marinus*. Si nous avons soin de nous reporter à la figure 67, l'œuf représenté (A) figure le stade A au cours duquel la bande germinative apparaît et le vitellus s'accumule en masse très opaque dans une région plus ou moins localisée. Le chorion et la première cuticule embryonnaire entourent l'œuf. Au stade B (B) apparaissent les segments et les premiers appendices dans la région qui deviendra le céphalon. Au stade C, les premières ébauches des péréiopodes s'individualisent ainsi que celles des pièces buccales. Un décollement met en évidence le chorion prêt à éclater. La courbure de l'embryon est inversée par rapport à celle de *M. marinus* au même stade : la face dorsale est fortement convexe. Au stade D (fig. 67, D), l'embryon conserve la courbure accentuée qui place les ébauches naissantes des uropodes et des pléopodes au niveau des ébauches des péréiopodes ; la membrane vitelline maintient l'embryon replié sur lui-même. Le vitellus est encore abondant dans la région dorsale la plus convexe. Les ébauches des pièces buccales se complètent par le développement des ébauches des palpes. C'est sans doute à la

Source : MNHN, Paris

fin de ce stade que se produit la mue embryonnaire qui libère l'embryon qui devient un embryon de stade E. A ce stade, quelques réserves vitellines persistent dans la région dorsale ; la segmentation délimite les articles des appendices et commence à devenir perceptible sur le péréion. L'embryon demeure fortement arqué en V. Au stade F (fig. 67, E), la segmentation du péréion est bien indiquée. La 2e cuticule embryonnaire commence à se décoller à l'extrémité de tous les appendices ; les soies et les griffes, qui s'individualisent, montrent que la mue suivante est proche. Cette mue libèrera un jeune de stade post-embryonnaire I prêt à quitter la chambre incubatrice maternelle déjà largement béante en raison de la taille élevée de l'embryon.

Ce dernier est orienté dans le même sens que la mère pendant toute la durée du développement intra-marsupial.

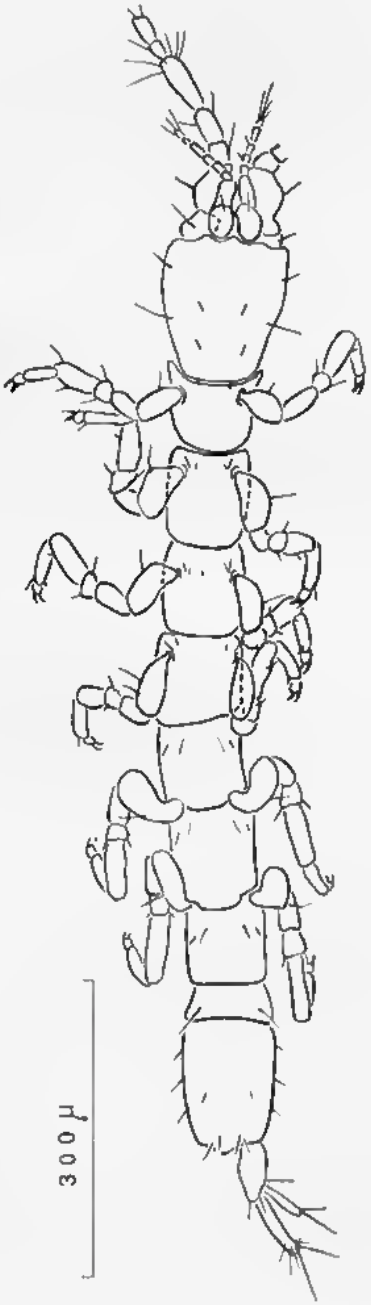


Fig. 68. — *A. phreaticola*. Stade post-embryonnaire I, habitus.

Source : MNHN, Paris

3. DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Aucun travail ne concerne jusqu'à maintenant le développement post-embryonnaire du genre *Angeliera* dont le déroulement diffère un peu de celui de *Microcharon*.

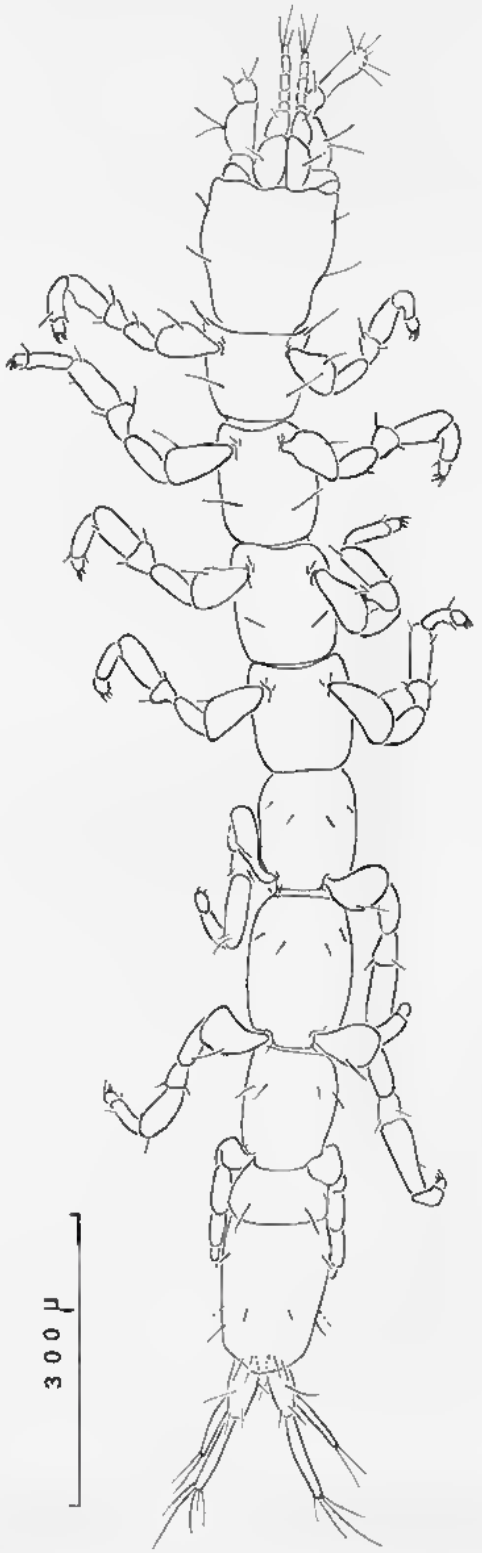


FIG. 69. — *A. phreaticola*. Stade post-embryonnaire III, habitus.

Source : MNHN, Paris

a) **Stade I**

Le jeune qui se libère du marsupium mesure entre 0,888 et 0,955 mm, soit la moitié ou un peu plus de la moitié de la taille de l'adulte. Il ne possède que 6 paires de péréiopodes, et le péréionite 7 est réduit (plus large que long, et démuni de lobes tergaux). La chétotaxie de l'ensemble du corps est rudimentaire (fig. 72) : il manque en particulier les soies rostrales et pleurales au segment 1, les soies pleurales des segments 2, 3 et 4 et les soies du lobe caudal de tous les péréionites.

Les antennes I sont très semblables à celles de l'adulte. Par contre, les antennes II ne se composent que de 7 articles en fouet (8 chez l'adulte). Les maxillipèdes très incomplets ne montrent qu'un seul crochet et 2 épines subdistales au bord interne de l'endite, et 1 tiges simples à la marge distale. L'ornementation du palpe est très sobre (fig. 71). La soie de la crête sternale du carpe est absente sur tous les péréiopodes. Ceux-ci ne comportent que 2 griffes. Le jeune est dépourvu de péréiopodes 7. Aucune différence sexuelle ne se manifeste : tous les individus ne portent qu'un seul pléopode sexuel, le pléopode II, de forme femelle (fig. 75).

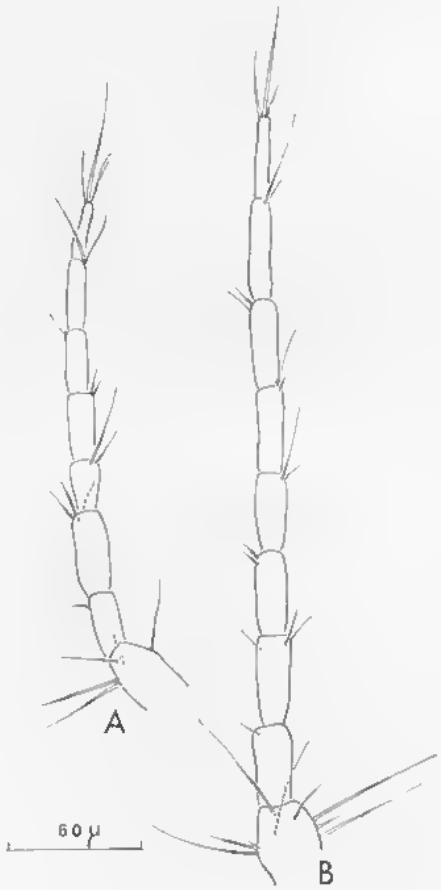


Fig. 70. — *A. phreaticola*. A, antenne II au stade post-embryonnaire II ; B, antenne II de l'adulte.

b) **Stade II.**

Il ne se distingue du stade précédent que par sa taille légèrement plus élevée (0,995 à 1,100 mm) et par l'apparition des soies rostrales et pleurales du premier péréionite. Quelques changements surviennent aux maxillipèdes : addition de 2 soies au palpe, d'une tige flexueuse à la marge caudale de l'endite, d'un crochet et d'une épine au bord interne de l'endite. Les antennes II ne possèdent

Source : MNHN, Paris

que 7 articles au fouet. Les péréiopodes 2 à 6 comportent maintenant 3 griffes au dactyle. Les péréiopodes 7 manquent toujours. Aucune autre modification ne se produit par rapport au stade précédent. Ces deux stades sont donc très difficiles à distinguer.

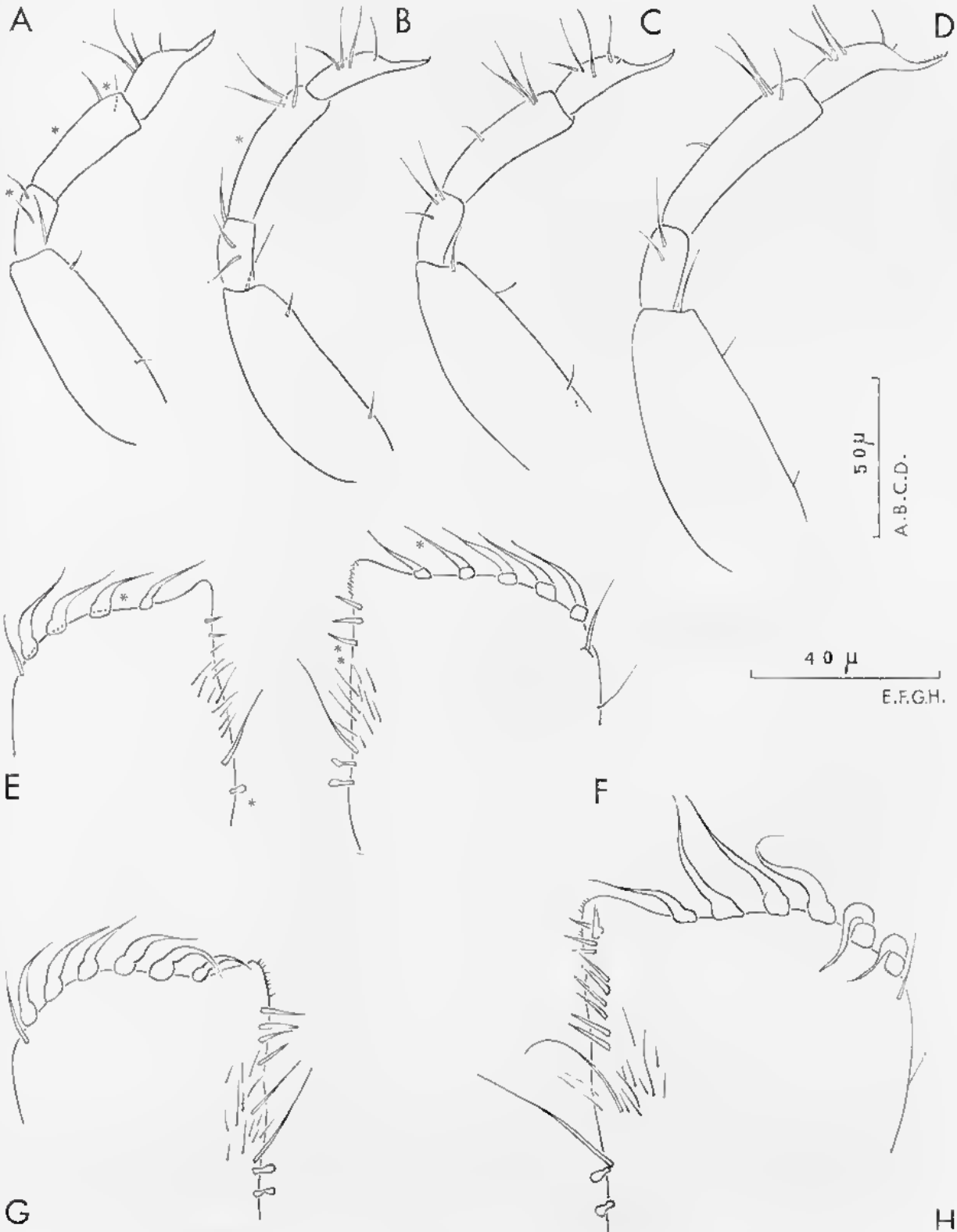


FIG. 71. — *A. phreaticola*. Développement post-embryonnaire. Palpe du maxillipède : A, stade I ; B, stade II ; C, stade III ; D, adulte. Endite du maxillipède : E, stade I ; F, stade II ; G, stade III ; H, adulte.

Source : MNHN, Paris

c) **Stade III** (fig. 69).

C'est le stade de l'acquisition des ébauches des péréiopodes 7 et des 2 paires de pléopodes sexuels chez les mâles. Une légère différence de taille s'inscrit entre le mâle (1,03 à 1,35 mm) et la femelle (1,100 à 1,38 mm).

Le péréionite 7 s'allonge ; il est doté d'un lobe tergal démuni de soies. La chétotaxie de tous les segments est définitive à l'exception des péréionites 4 (soies pleurales absentes) et 7 (soies du lobe tergal absentes). Les antennes II possèdent le nombre d'articles définitif (8). Tous les appendices buccaux et thoraciques montrent une chétotaxie complète, sauf le maxillipède dont le bord interne de l'endite ne possède que 4 épines. Ce critère servira à distinguer les stades successifs les uns des autres pendant la suite du développement (fig. 71). L'ébauche paire des péréiopodes 7 se dirige tout d'abord ventralement, puis vers la région caudale ; elle est articulée. Celle du pléopode 1 mâle est élargie à sa base, puis longuement bilobée, chaque lobe étant marqué d'ondulations externes qui reproduisent la forme générale atténuée de la morphologie de l'appendice adulte. Cette ébauche est glabre.

Celle des pléopodes II comporte sympode, exo et endopodites : ce dernier se termine rapidement par un lobe arrondi surmonté d'une courte épine, ébauche du stylet (fig. 75 et 76). Le caractère sexuel du péréiopode 5 n'est pas encore apparent.

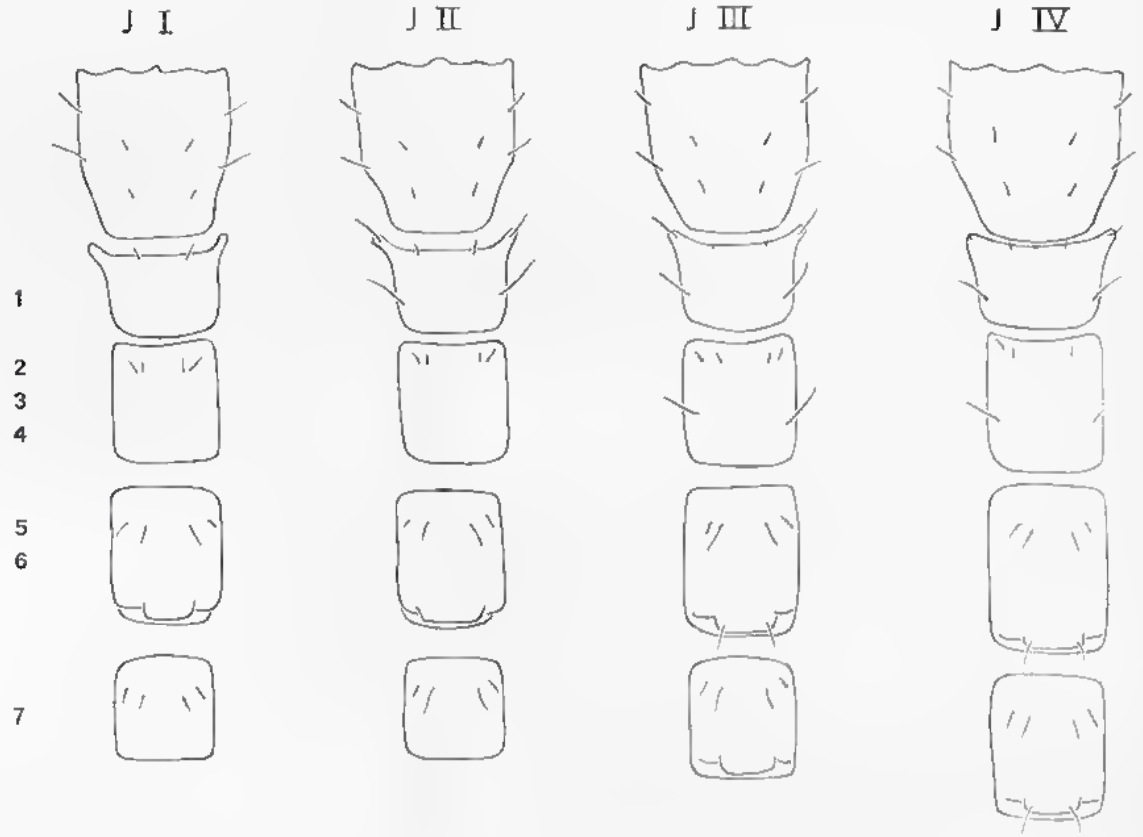


Fig. 72. — *A. phreaticola*. Tableau schématique de l'évolution chétotaxique du céphalon et des segments du péréion au cours du développement post-embryonnaire.

d) **Stade IV.**

Le jeune de stade IV acquiert la morphologie définitive de l'adulte, et une chétotaxie complète sur tous les segments du corps, et tous les appendices, à l'exception des péréiopodes 7, plus courts que P 6, et démunis de la soie sternale du carpe. Le péréionite 7 s'allonge et acquiert les soies du lobe tergal, mais il demeure bien plus court que le péréionite 6.

Les péréiopodes 5 mâles se distinguent maintenant de ceux des femelles par l'élargissement du carpe. Les pléopodes I et II mâles ont acquis la morphologie adulte (fig. 75 et 76). L'adulte cor-

Source : MNHN, Paris

respond au stade V doté de péréiopodes 7 égaux ou à peine plus longs que P 6. Le carpe du péréiopode 5 du mâle s'est encore élargi.

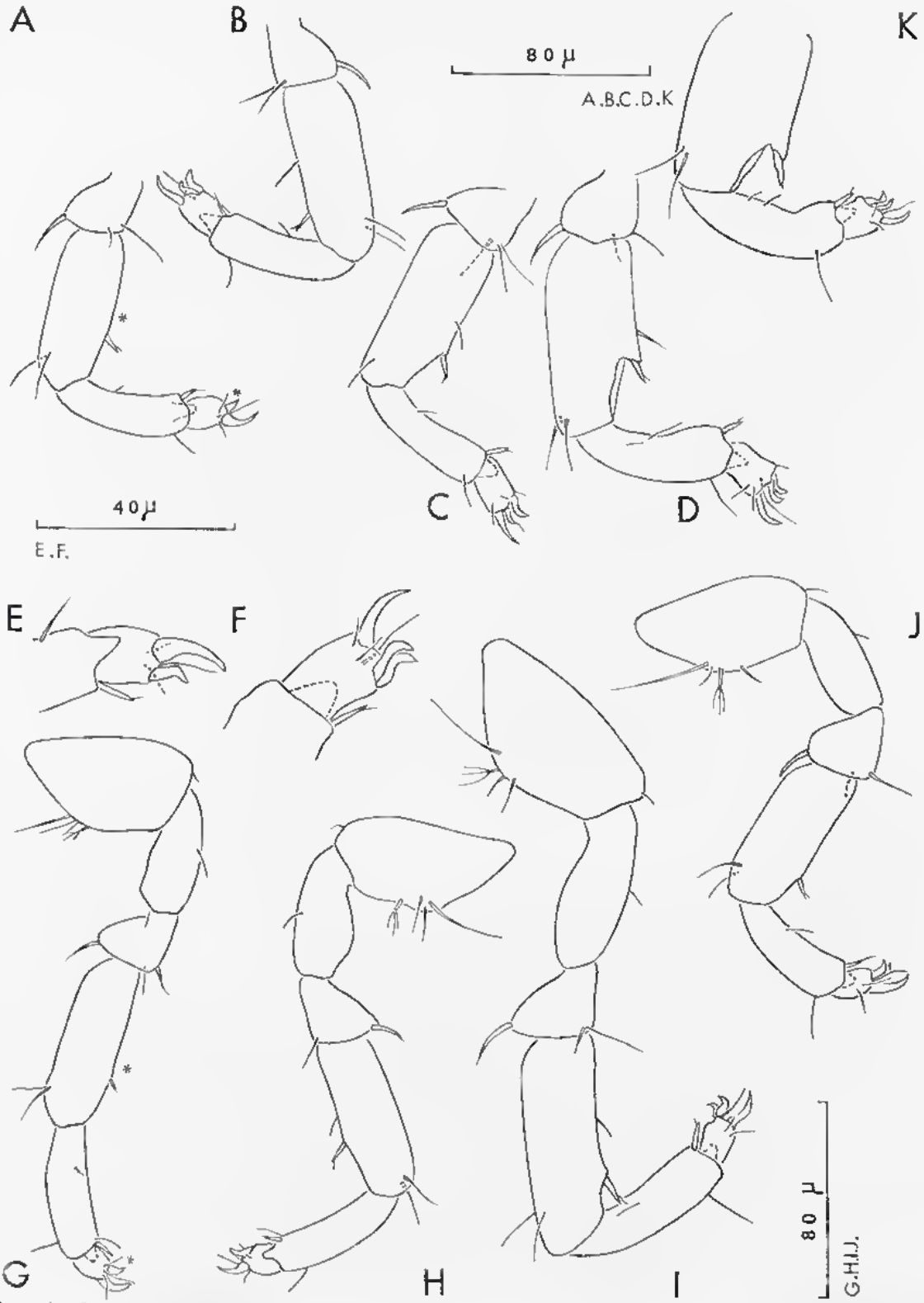


Fig. 73. — *A. phreaticola*. Péréiopodes au cours du développement post-embryonnaire : A, P 5, stade I ; B, P 5, stade II ; C, P 5 mâle, stade III ; D, P 5 mâle, stade IV ; K, P 5 mâle, stade adulte ; E, P 4, stade I ; F, P 5, stade II ; G, P 6, stade I ; H, P 6, stade II ; I, P 6, stade IV ; J, P 7, stade IV.

Source : MNHN, Paris

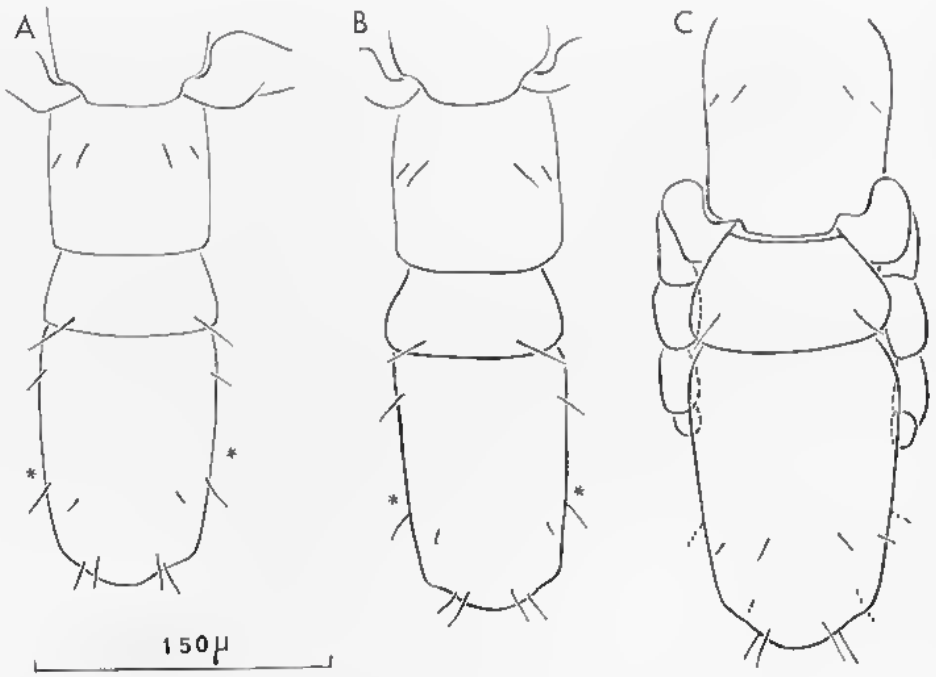


FIG. 74. — *A. phreaticola.* Pléotelson en face dorsale. A, stade I ; B, stade II ; C, stade III.

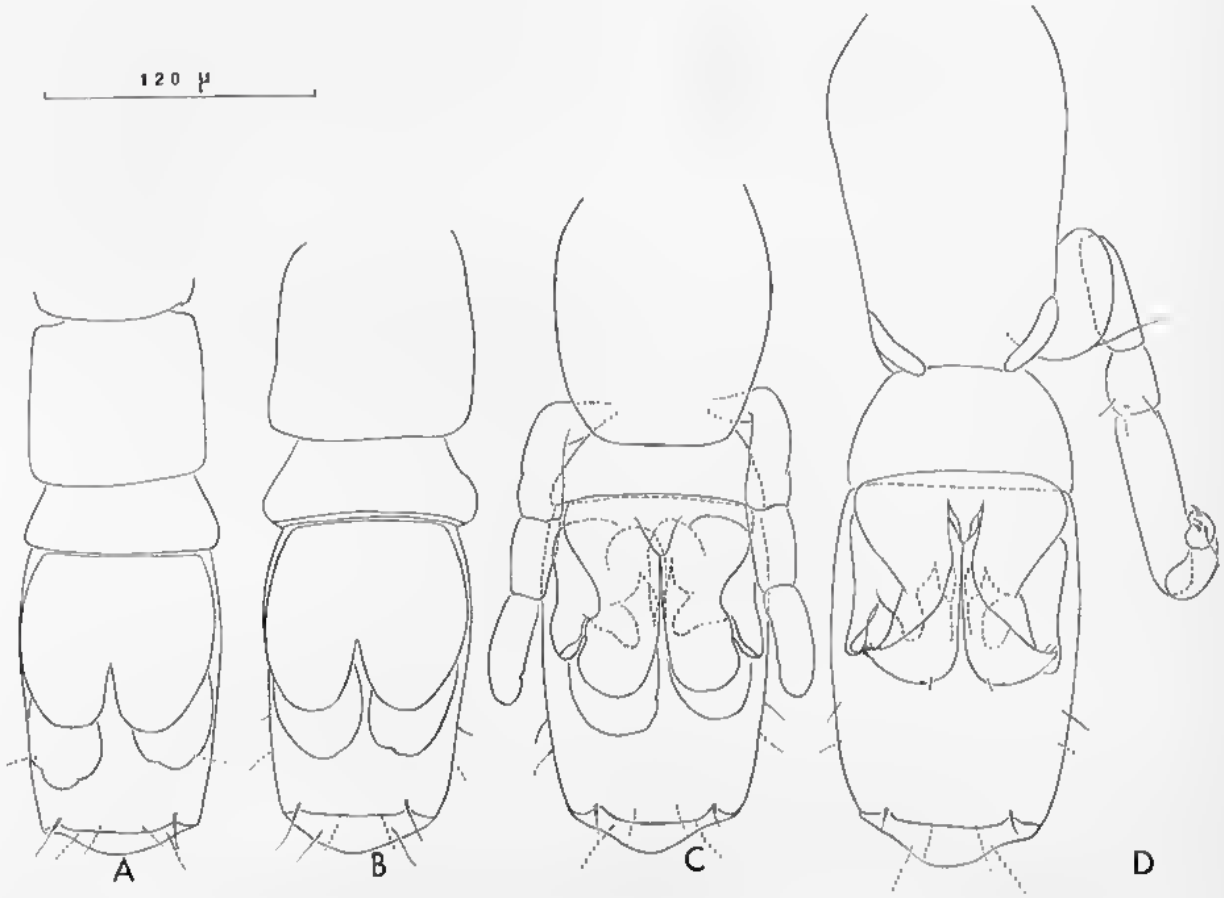


FIG. 75. — *A. phreaticola.* Le 7e périonite et le pléotelson en vue ventrale au cours du développement post-embryonnaire. A, stade I ; B, stade II ; C, stade III ; D, stade IV.

Source : MNHN, Paris

Tout au long du développement post-embryonnaire, le pléopode II de la femelle demeure identique à lui-même, et ne manifeste qu'un accroissement en longueur.

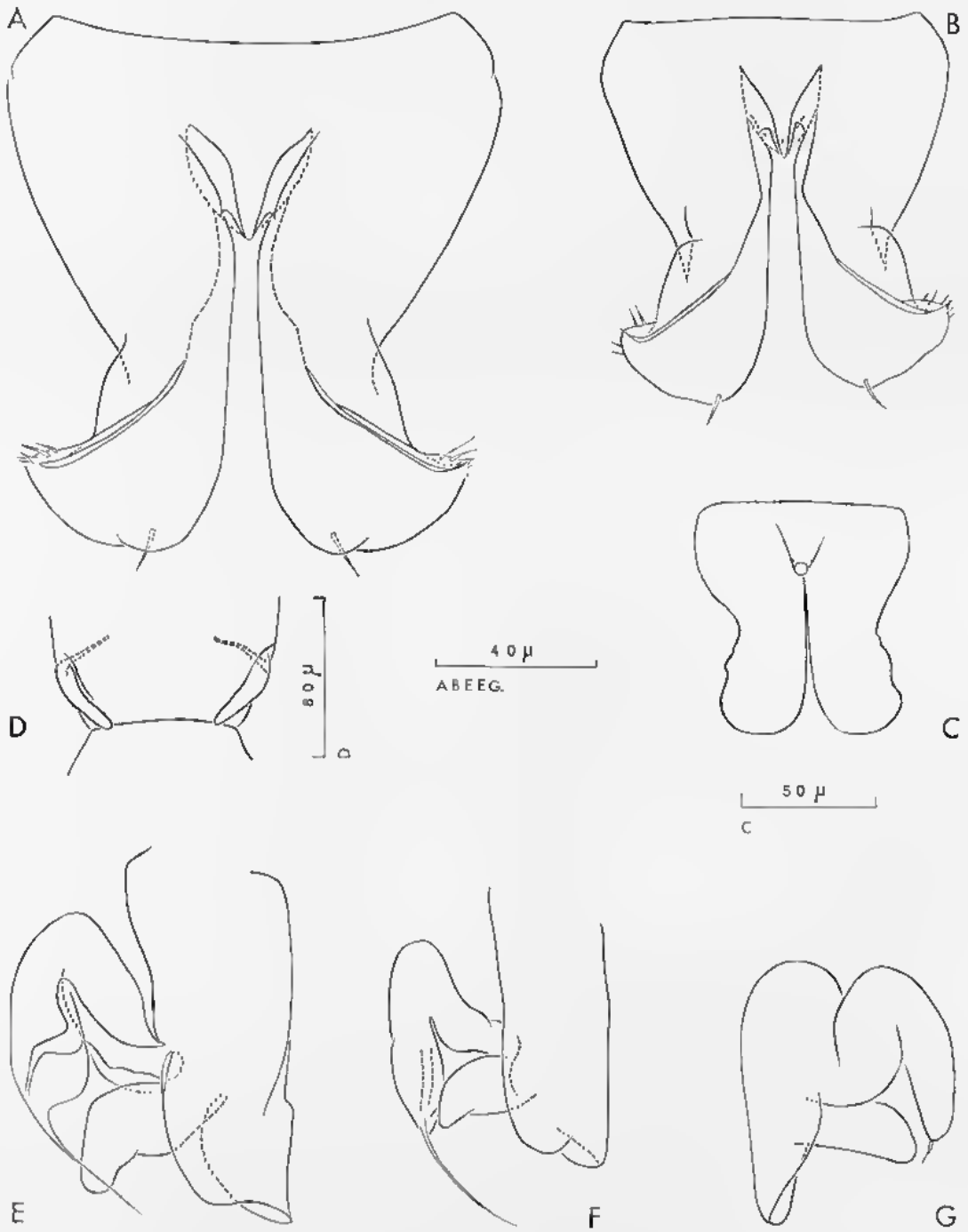


FIG. 76. — *A. phreaticola*. A, pléopode I mâle adulte ; B, pléopode I mâle, stade IV ; C, pléopode I mâle, stade III ; D, apophyses génitales du mâle au stade adulte. Pléopodes II mâles : E, adulte ; F, stade IV ; G, stade III.

4. CYCLE DE REPRODUCTION

Les jeunes d'*Angeliera*, au stade I, étant particulièrement fragiles, il ne persiste bien souvent au moment du tri qu'un lambeau avec un filament qui correspond au tube digestif. Il a donc été

Source : MNHN, Paris

impossible d'établir des données numériques comme pour *M. marinus* car les nombres et les pourcentages deviennent trop approximatifs à la suite d'une trop importante erreur sur le nombre des jeunes de stade I dès la base. Nous indiquons, dans le tableau VI, les proportions relatives de chaque catégories (femelles reproductrices, jeunes de stades I, II, III et IV) par des croix. Une seule croix indique un nombre réduit, plusieurs croix un nombre relatif d'autant plus élevé qu'il y a de croix. Le taux des femelles ovigères, nul de janvier à avril, s'élève progressivement à partir de la mi-avril et passe par un maximum en juin et juillet. Il retombe ensuite légèrement en août-septembre, devient très faible au début d'octobre, et s'annule enfin fin octobre. L'activité reproductrice de l'ensemble de la population, mesurée aux variations du taux des femelles reproductrices s'étend donc d'avril à octobre, chaque année.

Les premières femelles ovigères apparaissent à la mi-avril ; les premiers jeunes s'échappent du marsupium fin juin, début juillet. Il est donc possible de chiffrer la durée du développement intramarsupial à environ 70 à 90 jours, soit plus de deux mois. La durée du stade post-embryonnaire est très difficile à évaluer. Il semble que le stade I soit très fugace ; il paraît ne durer que quelques jours. En 1966, les premiers jeunes de stades II du 27 juillet donnent des stades IV dès le 23 août, soit presque un mois après. Le stade II et le stade III réunis ne durent donc pas plus de un mois.

Il semble donc que les stades post-embryonnaires se succèdent plus rapidement que dans le cas de *M. marinus*. Des données chiffrées devront ultérieurement préciser cet aspect du développement post-embryonnaire.

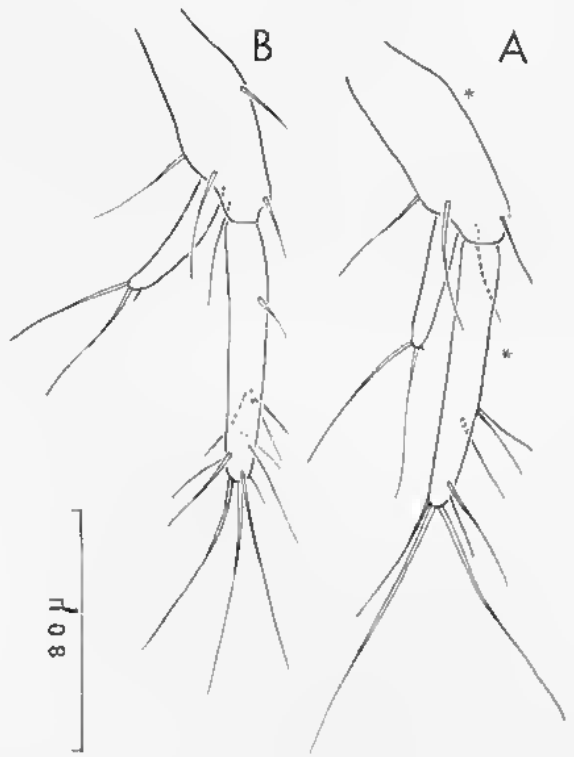


Fig. 77. — *A. phreaticola*. Uropode : A, stade post-embryonnaire II ; B, stade post-embryonnaire III.

CONCLUSIONS - COMPARAISON AVEC MICROCHARON

Les aspects de la reproduction de *Angeliera phreaticola* appellent quelques remarques. Si les pléopodes sexuels mâles représentent aussi probablement les agents vecteurs du sperme comme chez *Microcharon* et les autres Parasellides, notons que le pléopode I est démuni de gouttière longitudinale. Le marsupium des femelles ovigères est délimité par 3 paires d'oostégites issus de la coxa des péréiopodes 2, 3 et 4 comme chez *Microcharon*. Ceux-ci peuvent s'imbriquer d'avant en arrière comme chez *M. marinus* mais aussi chevaucher selon une autre disposition aussi fréquente que la

Source : MNHN, Paris

précédente. Le marsupium de *Angeliera* reste ouvert vers l'avant et vers l'arrière, contrairement à celui de *Microcharon*.

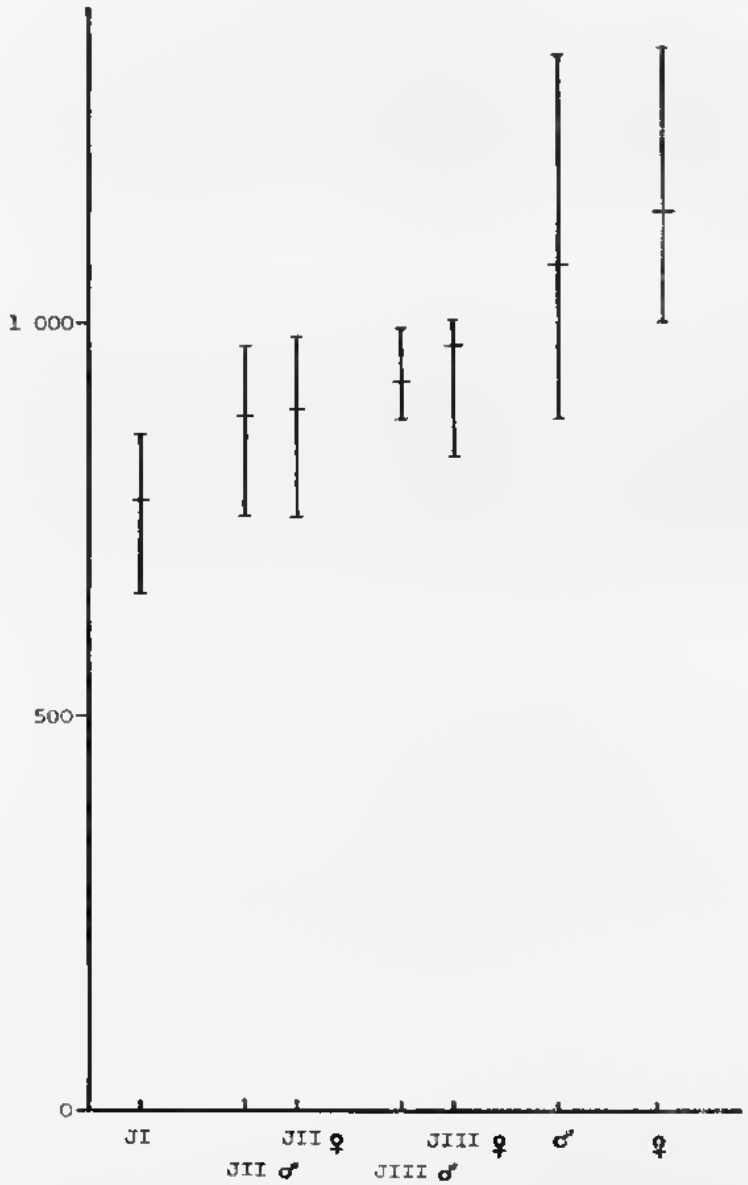


Fig. 78. — Variations de taille au cours du développement post-embryonnaire de *A. phreaticola*.

La réduction du nombre d'œufs de la ponte se manifeste, comme chez *Microcharon*, mais elle est poussée à l'extrême chez *Angeliera* qui ne pond qu'un œuf énorme dans le marsupium. Le développement intramarsupial se poursuit selon la même succession des stades que chez *Microcharon marinus* ; seule, la courbure de l'embryon, inverse chez les deux genres, marque une différence. Le développement post-embryonnaire comporte un stade supplémentaire situé au début du développement par rapport à *Microcharon*. En outre, l'apparition des ébauches ne se superpose pas stade à stade pendant la suite du développement. On voit apparaître chez *Microcharon*, tout d'abord les ébauches des périopodes 7 et du pléopode I mâle au stade II, puis celles des pléopodes II mâles au stade III. Chez *Angeliera*, toutes les ébauches se libèrent simultanément au stade III. *Microcharon* passe du stade III au stade adulte directement, tandis qu'un stade supplémentaire, le stade IV est nécessaire à *Angeliera* pour devenir adulte après le stade III. Le développement embryonnaire d'*Angeliera* dure environ 70 à 90 jours, soit un peu plus longtemps que celui de *M. marinus* (2 mois). Par contre, les stades post-embryonnaires semblent se dérouler beaucoup plus rapidement que chez *M. marinus*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI

Présence relative des femelles ovigères et des jeunes I, II, III et IV de *Angeliera phreaticola* en 1966 et 1967 à Argelès

	♀ ovig.	J I	J II	J III	J IV
27-1-1966	0	0	+	+	+ +
14-4-1966	+ (2)	0	0	0	+
6-6-1966	+ + + +	0	0	0	0
8-6-1966	+ + + +	0	0	0	0
13-6-1966	+ + + +	0	0	0	0
11-7-1966	+ + + +	+ (1)	0	0	0
27-7-1966	+ + +	+	+ +	+ + +	+ (1)
23-8-1966	+ +	+	+ + +	+ + + +	+ + +
13-9-1966	+ + +	+	+ +	+ +	+ + +
10-10-1966	+	+	+	+ +	+ + +
21-11-1966	0	0	+	+	+ +
4-2-1967	0	0	+ (1)	0	+
3-4-1967	0	0	0	0	+
20-4-1967	+	0	0	0	+
8-5-1967	+ + +	0	0	0	0
22-5-1967	+ + +	0	0	0	0
6-6-1967	+ + + +	0	0	0	0
14-6-1967	+ + + +	0	0	0	0
27-6-1967	+ + + +	+ + +	0	0	0
17-7-1967	+ + + +	+ +	+ + +	+ +	0

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

COMPARAISONS AVEC LES *JANIRIDAE* DES MILIEUX OUVERTS ET LES FORMES SOUTERRAINES EN GÉNÉRALE

Les connaissances sur la biologie des *Parasellidae* et des autres Isopodes sont encore peu étendues. Les travaux de van Emden (1922), Jancke (1926), Gravier (1931) apportent de nombreuses indications concernant la reproduction. Des éléments de comparaison, plus précis dans le domaine de la reproduction et du développement surtout, concernent le genre *Jaera* principalement (Forsman, 1944 ; Bocquet, 1953) ainsi que quelques autres Isopodes (Vandel, 1925 ; Daum, 1954 ; Matsakis, 1962 ; Wolff, 1962 ; Holdich, 1968, etc.). La comparaison avec les *Janiridae* prend un grand intérêt car le statut de la petite famille des *Microparasellidae* est fort controversé, et plusieurs auteurs placent les *Microparasellidae* au sein de la famille des *Janiridae*. Deux ouvrages (Delamare Debouteville, 1960, Vandel, 1964) fournissent de nombreuses informations biologiques au sujet des animaux interstitiels et souterrains.

I. — REPRODUCTION

1. CARACTÈRES SEXUELS PRIMAIRES ET SECONDAIRES

a) **Caractères sexuels secondaires.**

La différence de taille entre le mâle et la femelle est un phénomène général chez les Isopodes : le mâle est plus petit et plus étroit que la femelle.

Le caractère sexuel secondaire portant sur les antennes 1 (nombre de bâtonnets hyalins supérieur chez le mâle) de *Microcharon* est, par contre caractéristique de ce genre.

b) **Caractères sexuels primaires.**

Caractères sexuels permanents.

La transformation des pléopodes 1 et 11 du mâle en appendices copulateurs est un dispositif classique des Parasellides, et de tous les Isopodes. Chez les *Janiridae*, certains péréiopodes mâles présentent des différenciations sexuelles ; ce sont par exemple les lobes du carpe de P 6 et P 7 de *Jaera marina albifrons* (Bocquet, 1953), le raccourcissement de P 4 de *Jaera*, les péréiopodes 4 courts et massifs, recourbés ventralement, et munis de 2 griffes seulement de *Iais* (Coineau, sous presse). Chez *Iais aquilei* qui vit à Sainte-Hélène, ce caractère sexuel remarquable sur P 4 (fig. 80) participe à un comportement très particulier du mâle, au cours du développement post-embryonnaire des jeunes. Plusieurs mâles transportent de jeunes *Iais* de stade post-embryonnaire 1, qu'ils maintiennent fixés par l'intermédiaire de leurs péréiopodes 4, courts et repliés ventralement ; les 2 griffes de ces péréiopodes, qui font entre elles un angle de 120° environ, sont fichées entre les segments thoraciques 4 et 5 du jeune. De nombreux spécimens ont été récoltés par les deux missions belges successives à Sainte-Hélène. Tous les jeunes, de stade I, sont transportés par les mâles, plaqués contre leur face ventrale et disposés tête bêche par rapport au mâle porteur (fig. 79, planche V). Par ailleurs, nous avons pu observer des femelles ovigères et des femelles incubant normalement plusieurs embryons de stades très avancés. Il est donc probable que les jeunes, à la sortie du marsupium, sont pris en charge par les mâles. Il s'agit là vraisemblablement d'un exemple de soins prodigués aux jeunes par les mâles, tout à fait exceptionnel et inconnu chez les Isopodes. Si les cas de soins

Source : MNHN, Paris

donnés aux œufs ou à la progéniture se rencontrent parfois chez les Vertébrés (incubation buccale par des mâles chez certains Poissons ; « poche » des Hippocampes et des Syngnathes ; surveillance de la ponte par le mâle des *Gobius* et des Epinoches), ils sont rarissimes chez les Invertébrés. Citons le mâle des Pycnogonides dont les membres sont alourdis par les œufs agglutinés à ces appendices par la sécrétion de glandes cémentaires.

Ce trait de comportement si remarquable méritait une parenthèse.

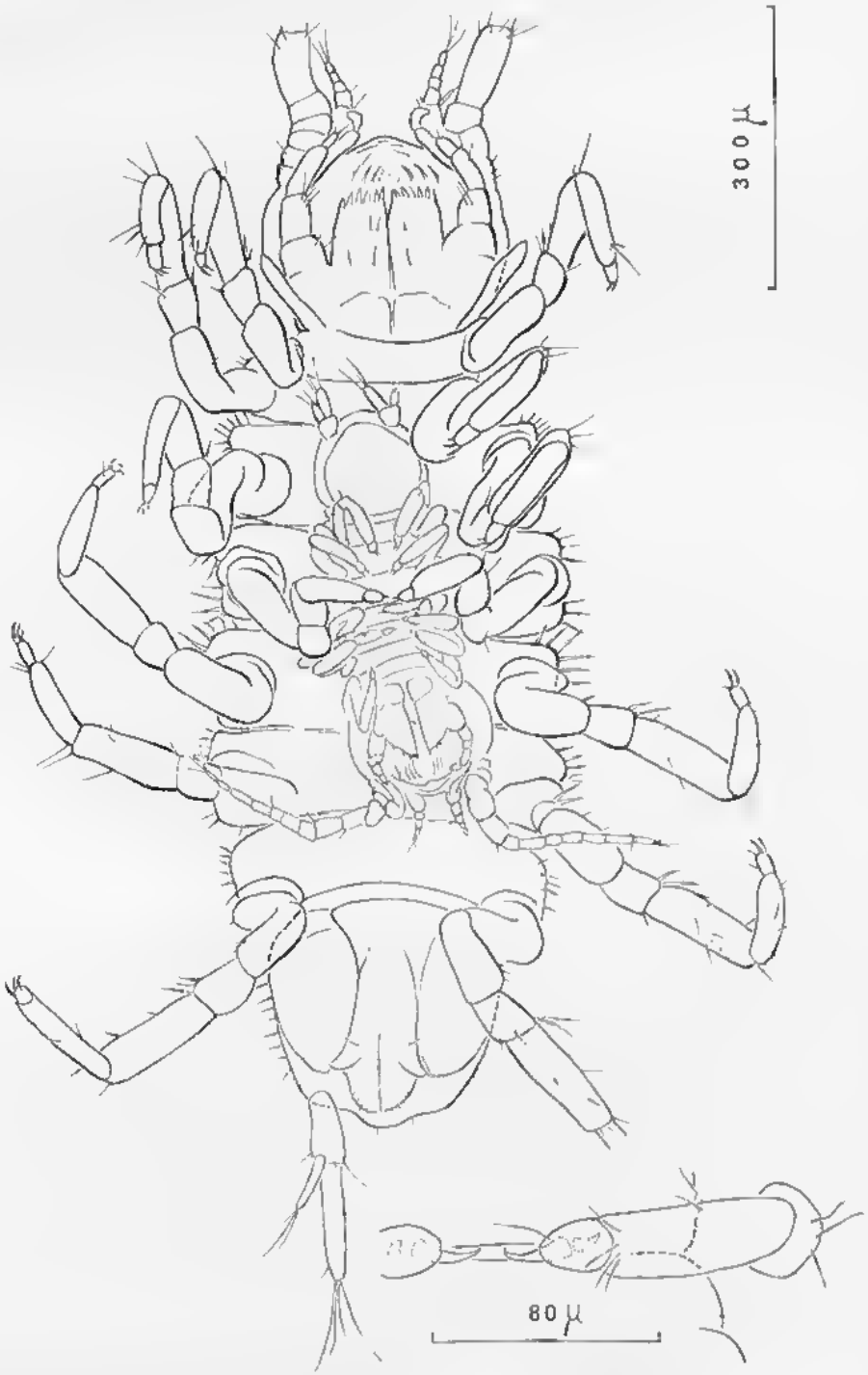


FIG. 79. — *Iais aquilei*. Mâle transportant un jeune et détail du pérélopode 4 bloquant le jeune entre les segments 4 et 5 du péréion.

Source : MNHN, Paris

Aucune modification sexuelle n'existe chez *Microcharon* et *Paracharon*. Ce qui peut être à rapprocher de la remarque de Henry et Magniez (1968) : « le maintien du dimorphisme sur P 4 est exceptionnel chez les formes hypogées ». Par contre, *Angeliera* mâle porte des péréiopodes 5 dont le carpe très élargi et armé d'une forte épine s'oppose au propode convexe ; l'ensemble forme une pince préhensile sans doute destinée à maintenir la femelle pendant l'accouplement.

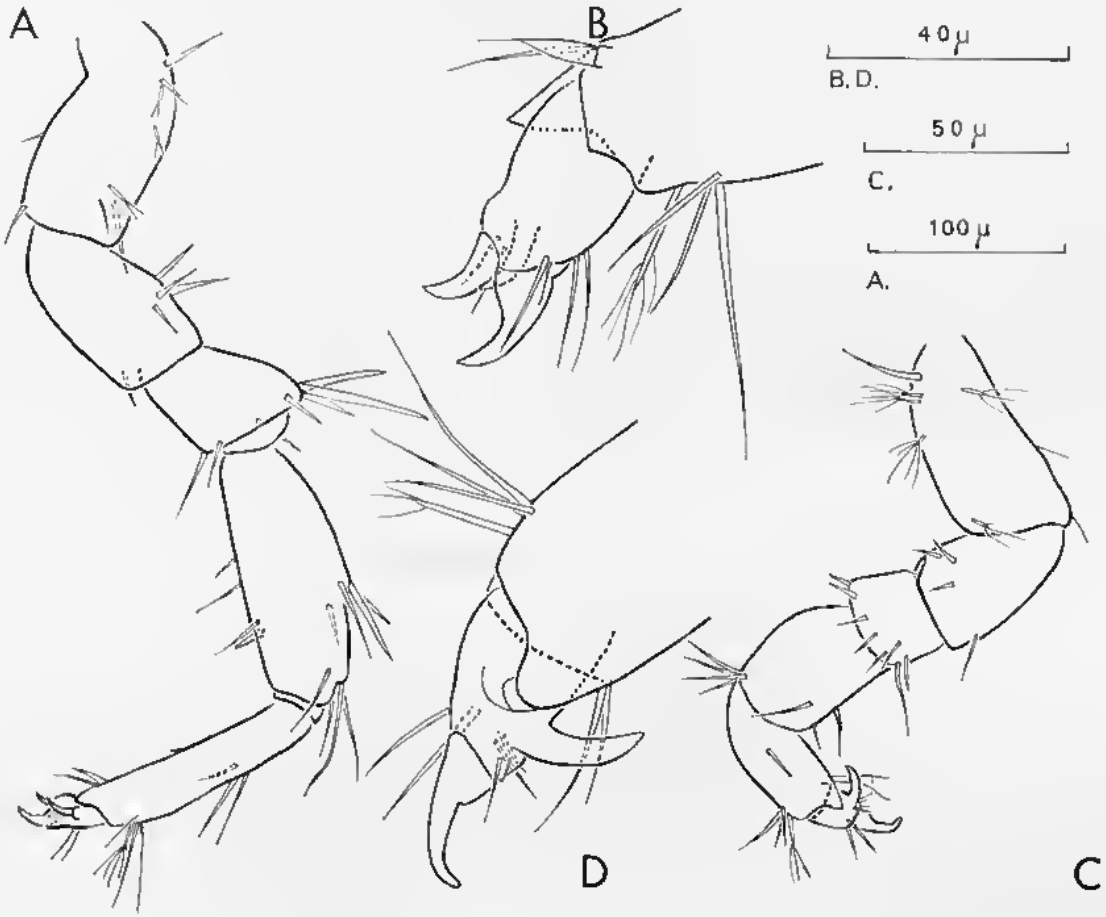


Fig. 80. — *Iais aquilei*. A, péréiopode 4 de la femelle ; B, dactyle du péréiopode 4 de la femelle ; C, péréiopode 4 du mâle, D, dactyle du péréiopode 4 du mâle.

Caractères sexuels temporaires chez la femelle.

Trois paires d'oostégites adjoints à la coxa des péréiopodes 2, 3 et 4 délimitent le marsupium de *Microcharon*, *Paracharon* et *Angeliera*. Chez *Jaera*, les lamelles incubatrices dépendent des péréiopodes 1 à 4, et n'atteignent leur complet déploiement qu'après deux mues, un « stade préparatoire » avec oostégites rudimentaires étant nécessaire. Wolff (1962) indique que le nombre d'oostégites des Asellotes est de 4 paires ; *Iais* en possède également 4 paires. La première, plus réduite que les suivantes, se retourne à l'intérieur du marsupium. Ce nombre est donc plus réduit chez les Isopodes interstitiels étudiés ci-dessus.

2. ŒUFS : NOMBRE, TAILLE

La femelle de *Microcharon* pond 2 œufs, de façon constante, celle de *Paracharon* également. La portée de *Angeliera* ne comporte qu'un seul œuf. Ce nombre d'œufs est très réduit par rapport à celui des formes « épigées ». *Jaera albifrons* pond entre 5 et 60 œufs d'après Forsman, selon la taille de la femelle. Les femelles ovigères du genre *Iais* observées transportent 4 œufs dans leur chambre

Source : MNHN, Paris

incubatrice. Il a été souvent démontré que le nombre d'œufs pondus varie avec la taille de la mère ; cette relation n'existe pas chez *Microcharon*. On pourrait invoquer que le petit nombre d'œufs pondus par les Isopodes interstitiels, est corrélatif de leur faible taille. Mais il faut remarquer que *Paracharon*, par exemple, qui est deux fois moins long que *Angeliera*, pond 2 œufs, alors que *Angeliera* n'en pond qu'un seul ; par ailleurs, Wolff cite de nombreux exemples comportant des formes très petites dont la taille est analogue à celle de *Microcharon*, et qui pondent 6 œufs (*Paramunna gaussi*, 1,3 mm), 5 œufs (*Pleurogonium intermedium*, 1,3 mm), 9 œufs (*Eurycope mutica*, 1,5 mm)...

La réduction du nombre d'œufs des Isopodes interstitiels est, sans aucun doute, liée au mode de vie si particulier de ces animaux. Il s'agit d'ailleurs d'un phénomène général dans le domaine souterrain : on observe une tendance à la diminution du nombre d'œufs, chez les animaux du benthos interstitiel, ainsi que chez les formes souterraines et cavernicoles. Delamare Deboutteville (1960), puis Vandel (1964) multiplient les exemples chez de nombreux groupes. Ginet (1960) constate également ce phénomène à propos de *Niphargus*, ainsi que Rouch à propos des Copépodes et Daum à propos de *Caecosphaeroma burgundum*.

La réduction du nombre d'œufs est corrélative d'une augmentation de leur taille en raison de leur richesse en vitellus. Ainsi, les 2 œufs de *Microcharon* sont très gros : la largeur de chacun d'eux est bien supérieure à celle de la mère (dimensions de l'œuf : 143 à 173 μ / 222 à 271 μ ; largeur de la femelle : 125 μ environ) ; chaque œuf atteint entre 1/4 et 1/5 de la longueur du corps de *Microcharon*. On sait d'ailleurs que la taille et le nombre des œufs varient en sens inverse (Vandel, 1925). Les œufs de *Iais*, par exemple, dont la taille est le double de celle de *Microcharon*, sont un petit peu moins volumineux que ceux de *Microcharon*.

II. — DÉVELOPPEMENT

1. DÉVELOPPEMENT INTRA-MARSUPIAL

La littérature fournit peu de données au sujet du développement embryonnaire. Forsman (1944) distingue 3 stades embryonnaires jusqu'à la sortie du marsupium chez *Jaera albifrons*. La description qu'il donne de chacun d'eux correspond à nos observations au sujet de *Microcharon* et *Angeliera*. La courbure de l'embryon est dorsale comme celle de *Angeliera*. Forsman distingue bien aussi la chute du chorion, la première mue embryonnaire, et la mue qui transforme l'embryon en jeune de stade I (« Manca »). Forsman chiffre chacun des stades qu'il décrit en jours ; la durée du développement intramarsupial est de 8 à 11 jours ; Jancke indique 1 à 2 semaines. Ce temps d'incubation est très faible par rapport à celui de *M. marinus* qui est de l'ordre de 2 mois, ou à celui de *Angeliera phreaticola* voisin de 2 mois 1/2. Ce facteur temps est tout à fait compatible avec les conclusions de Delamare Deboutteville (1960, p. 154) : « Le développement embryonnaire a tendance à se rallonger » chez les animaux interstitiels. Daum, Ginet, Vandel confirment ce fait chez diverses formes souterraines.

2. DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Bocquet (1953) décrit minutieusement le développement post-embryonnaire de *Jaera marina*. Wolff (1962) compare les résultats de Bocquet, avec les différents stades de diverses espèces de *Haploniscus* et d'une espèce de *Janirella*. Nous résumons les différents critères comparables dans le tableau VII. Nous constatons que les genres *Microcharon* et *Paracharon* réalisent le stade mâle adulte après 3 stades intermédiaires seulement, et *Angeliera* après 4 stades préliminaires. Les *Jaera* mâles deviennent adultes après 4 stades, ou 5 stades préliminaires plus généralement, parfois même (rarement) après 6 stades.

Bocquet définit 3 étapes au cours du développement de *Jaera marina* : l'étape juvénile, l'étape de prépuberté qui correspond à un seul stade appelé le « stade prémâle » qui coïncide avec l'apparition des pléopodes I et II mâles (les pléopodes I offrent divers aspects au cours de ce stade), puis l'étape de post-puberté, qui se déroule après la mue de puberté et qui n'est autre que le stade adulte.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VII

Comparaison de la morphologie au cours du développement post-embryonnaire de plusieurs genres d'Asellotes (d'après WOLFF, 1962 et complété)

Stades	GENRES	*Jaera marina albifrons*			*Microcharon Paracharon*	*Angeliera*	*Haploniscus b. bicuspis*	*Haploniscus antarcticus*	*Janirella vemae*	*Echino-thambema ophiuroides*
I	Pr 7 P 7 Pl I Pl II	< 6 0 0 0	< 6 0 0 0	< 6 0 0 0	< 6 0 0 0	< 6 0 0 0	? ? ? ?	0 0 0 0	? ? ? ?	? ? ? ?
II	Pr 7 P 7 Pl I Pl II	< 6 0 0 0	< 6 0 0 0	< 6 0 0 0	< 6 ébauche ébauche 0	< 6 0 0 0	< 6 0 0 0	< 6 0 0 0	? ? ? ?	? ? ? ?
III	Pr 7 P 7 Pl I Pl II	< 6 ébauche 0 0	< 6 ébauche 0 0	< 6 ébauche 0 0	Prémâle ≠ 6 fonctionnel incomplet incomplet	Prémâle < 6 ébauche ébauche ébauche	< 6 ébauche 0 0	< 6 ? ? ?	< 6 ébauche ébauche 0	? ébauche ébauche 0
IV	Pr 7 P 7 Pl I Pl II	= 6 fonctionnel incomplet incomplet	= 6 fonctionnel 0 0	< 6 fonctionnel 0 0	Adulte ⩾ 6 ⩾ 6 adulte adulte	= 6 incomplet < 6 complet complet	= 6 = 6 ébauche 0	< 6 < 6 ébauche 0	? ? ? ?	? ? ? ?
V	Pr 7 P 7 Pl I Pl II	Adulte = 6 = 6 adulte adulte	= 6 = 6 incomplet incomplet	= 6 = 6 0 0		Adulte ⩾ 6 ⩾ 6 adulte adulte	= 6 = 6 incomplet incomplet	? ? ? ?		
VI			Adulte	Prémâle			Adulte = 6 = 6 complet complet	Adulte = 6 = 6 complet complet		
VII				Adulte						

Source : MNHN, Paris

Les *Jaera* mâles les plus précoces se transforment en prémâles munis de pléopodes sexuels I et II au stade IV, alors que *Angeliera* et *Microcharon* deviennent prémâles au stade III, soit un stade plus tôt que *Jaera* (la même remarque s'applique à *Jarinella vemae*, et à *Echinothambema ophiuroides*. Il y a donc raccourcissement de la phase juvénile, par suppression de l'un des stades juvéniles chez *Microcharon* ; *Angeliera* passe par 2 stades juvéniles comme *Jaera*, mais rattrape un stade par l'apparition simultanée au stade III des ébauches des pléopodes I et II et P 7. On observe un décalage dans l'apparition des ébauches des pléopodes I (stade II) et II (stade III) chez *Microcharon*, *Paracharon*, *Janirella*, *Haploniscus*, *Echinothambema*, alors qu'une corrélation absolue existe entre la formation de ces deux pléopodes chez *Jaera* et *Angeliera*.

La durée du développement post-embryonnaire s'étend sur 3 mois chez *Microcharon marinus*, et un peu plus de 3 mois chez *Microcharon angelieri*, forme d'eau douce, temps incomparablement plus long que celui de *Jaera*, et d'autant plus long qu'il y a suppression d'un stade. Forsman indique une durée de 44 à 48 jours (en été) entre la sortie du marsupium et le développement des oostégites d'une femelle adulte. Si le développement embryonnaire est plus long chez *Angeliera*, le développement post-embryonnaire semble se dérouler un peu plus rapidement que chez *Microcharon*. Toutes proportions gardées, la durée du développement intra-marsupial des Isopodes interstitiels étudiés ci-dessus, s'allonge considérablement plus que le développement post-embryonnaire, dont la durée augmente cependant par rapport à *Jaera*, notamment. On peut donc affirmer que le développement embryonnaire prend le pas sur le développement post-embryonnaire, caractère en liaison avec la vie interstitielle qui confirme bien l'opinion de Delamare Deboutteville (1960) à propos des animaux interstitiels : « Le développement embryonnaire lui-même a tendance à se rallonger aux dépens du développement post-embryonnaire, de telle sorte que l'on assiste à une disparition progressive des larves pélagiques et que le développement est de plus en plus direct. »

Cette lenteur du développement qui caractérise *Microcharon* et *Angeliera* se remarque également chez de nombreux groupes souterrains tels que les Copépodes (Rouch, 1968), les Amphipodes (Ginet, 1960), les Planaires (de Beauchamp, 1935), les Coléoptères (Deleurance-Glaçon, 1963), etc.

3. RYTHME DE PONTE. CYCLE DE REPRODUCTION

Le rythme des pontes chez *Jaera* est rapide puisque Bocquet (1953) écrit : « Les repiquages ont été effectués après chaque ponte, c'est-à-dire toutes les trois semaines environ. » Ce laps de temps très court, marque un contraste frappant avec nos résultats au sujet de *M. marinus*. La femelle de ce dernier incube son embryon pendant deux mois. La période d'activité reproductrice s'étendant d'avril à septembre, une femelle ovigère en avril, met bas fin juin ; il reste la possibilité d'une seule ponte nouvelle en juillet, entraînant la sortie du jeune hors du marsupium en septembre. Un rythme de deux pontes par été pourrait avoir lieu ; cela n'est pas toujours le cas, car une certaine proportion de femelles meurent après la libération du jeune (voir ci-dessus). Le rythme de ponte de *Microcharon marinus* est donc bien inférieur à celui de *Jaera*. De nombreux auteurs font des observations analogues parmi les animaux souterrains ; Ginet (1960) constate qu'une phase de repos de plusieurs mois existe après chaque ponte chez *Niphargus virei* ; Rouch (1968) conclut aussi : « Les Harpacticides souterrains présentent un rythme de ponte très inférieur à celui des Harpacticides épigés ». Nous avons montré que *M. marinus* et *Angeliera* offrent un cycle de reproduction saisonnier annuel. Or, il est généralement admis que les animaux interstitiels se reproduisent toute l'année (Remane, Swedmark, Delamare Deboutteville). Ce n'est donc pas le cas pour *M. marinus*, forme littorale. Par contre, *M. angelieri*, espèce dulçaquicole, pond des œufs tout au long de l'année, et des jeunes naissent régulièrement de janvier à décembre. On ne peut donc affirmer l'existence d'un comportement reproducteur typique des Isopodes interstitiels. Tout au plus peut-on remarquer que l'activité reproductrice de *M. marinus*, soumis à des conditions écologiques variables offre une périodicité, tandis que *M. angelieri* qui vit dans le milieu phréatique plus stable semble se reproduire toute l'année. Bocquet (1953, p. 209) indique que *Jaera marina* se reproduit toute l'année en Bretagne, et que, d'après Forsman et Sye, *J. marina* observe une période de repos sexuel en hiver dans les régions baltique et scandinave.

III. — CONCLUSIONS

A la suite de comparaisons avec certains aspects biologiques de *Jaera* et des formes souterraines, quelques particularités biologiques de *Microchaton* et *Angeliera* semblent bien établies. Les

Source : MNHN, Paris

caractères sexuels secondaires des antennes des mâles sont particuliers à quelques espèces de *Microcharon*. Trois paires d'oostégites seulement limitent le marsupium alors qu'il en existe généralement 4 paires chez les *Janiridae*. La réduction du nombre d'œufs, corrélative d'une augmentation de taille, et poussée à l'extrême chez *Angeliera*, est en relation avec la vie dans le milieu interstitiel. La lenteur du développement, caractère lié au mode de vie souterrain dans le sable, s'explique par l'allongement considérable du développement embryonnaire par rapport au développement post-embryonnaire, lui-même allongé dans le temps, dans de moindres proportions. Ce dernier apparaît condensé par rapport à celui de *Jaera* par exemple, par la suppression d'un stade pendant « l'étape juvénile » chez *Microcharon*, et l'apparition simultanée des ébauches de P 7, Pl I et Pl II mâles au stade III chez *Angeliera*, ce qui supprime un stade intermédiaire.

Le rythme de ponte de *Angeliera* et *Microcharon marinus* est inférieur à celui des formes « épigées ».

De telles modalités du comportement reproducteur des Isopodes interstitiels soulignent de nombreuses tendances communes aux formes souterraines.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ÉLÉMENTS DE BIOGÉOGRAPHIE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

CONSIDÉRATIONS SUR LA RÉPARTITION DU GENRE MICROCHARON

Les découvertes de la dernière décennie ont considérablement étendu l'aire de répartition du genre *Microcharon*.

A la liste des 27 espèces, et 6 sous-espèces connues, s'ajoutent deux formes *incertae sedis* et plusieurs espèees non encore décrites. Les espèces connues se distribuent ainsi :

M. stygius Karaman 1933, eaux souterraines et nappe phréatique du Vardar Skoplje, Yougoslavie.
M. latus Karaman 1933, eaux souterraines, sources de Rasce et fleuve Treska, Skoplje, Yougoslavie.
M. profundalis Karaman 1940, eaux souterraines, Yougoslavie (Skoplje).
M. profundalis kumanovensis Karaman 1940, Kumanovo, Yougoslavie.
M. profundalis beranensis Karaman 1940, Berane, Yougoslavie.
M. acherontis Chappuis 1942, Massif Bihar, Transylvanie.
M. leissieri Lévi 1951, dragage marin peu profond, Roscoff, France.
M. sisyphus Chappuis et Delamare 1954, nappe phréatique, ruisseau san Pietro, Corse, France.
M. marinus Chappuis et Delamare 1954, plages littorales du Roussillon et de Corse, France ; Amalfi, Italie, Sardaigne, plages méditerranéennes du Maroc ; plages portugaises.
M. stygius hellenae Chappuis et Delamare 1954, puits forés, lac Karlas, Grèce.
M. major Karaman 1954, Nappe phréatique, rivières Pcinja, Bregalnica près Kocan et près de Prilep (sud-est de Skoplje), Macédoine.
M. latus prespensis Karaman 1954, source Lac Prespa, Yougoslavie.
M. hercegovinensis Karaman 1959, eaux phréatiques à Lastva, Maeédoine, rivière Trebinjcia, Herzegovine, Yougoslavie.
M. harrisi Spooner 1959, psammique marin au large de Plymouth, Angleterre.
M. angelieri Coineau 1963, nappe phréatique Tech, pompages, France.
M. kirghisicus Jankowskaya 1964, puits bord lac Issyk-Kul (North Tien-Shan), Asie centrale.
M. motasi Serban 1964, nappe phréatique vallée du Néra et affluent du Minis, Roumanie.
M. orghidani Serban 1964, puits village Ponor, près Hateg, Roumanic.
M. oltenicus Serban 1964, nappe phréatique du Motru-Mare, Oltenia, Roumanie.
M. apolloniacus Cvetkov 1964, eau qui sourd des massifs à pic de la baie Korania, bord Mer Noire, Bulgarie.
M. thracicus Cvetkov 1965, puits, source, eaux phréatiques des cours d'eau, Thrace.
M. eurydici Cvetkov 1965, puits, source, eaux phréatiques des cours d'eau, Thrace.
M. lantalus Birstein et Ljovuschkin 1965, bancs sable et gravier rivière Mzgimt, littoral caucasien.
M. halophilus Birstein et Ljovuschkin 1965, eau saumâtre (11,68‰) lac d'une grotte de Kaptar-Khana, Asie centrale.
M. phlegelhonis Cvetkov 1967, sources et puits, Velitchkovo, Selievo, Roussé, Bulgarie.
M. heimi Coineau 1969, sables coralliens (5 à 9 m), Nouvelle-Calédonie.
M. salvati Coineau 1969, sables coralliens (5 à 9 m), Nouvelle-Calédonie.
M. juberthiei Coineau 1969, nappe phréatique de l'Ardèche et du Chassezac, pompages, Franee.
M. juberthiei ramosus Coineau 1969, nappe phréatique du Gardon d'Alès (Gard), pompages, France.
M. doueli Coineau 1969, résurgence Cents Fonts et nappe phréatique de l'Orb (Hérault), France.
M. rouchi Coineau 1969, eaux souterraines, Pays Basque et Ariège (Ruisseau Lachein), France.
M. boui Coineau 1969, puits Albi (Tarn), France.

Plusieurs espèees ont été signalées par différents auteurs, mais pas nommées soit en raison de leur état de conservation défectueux, soit en raison du nombre insuffisant d'exemplaires ou de l'absence de mâles.

Source : MNHN, Paris

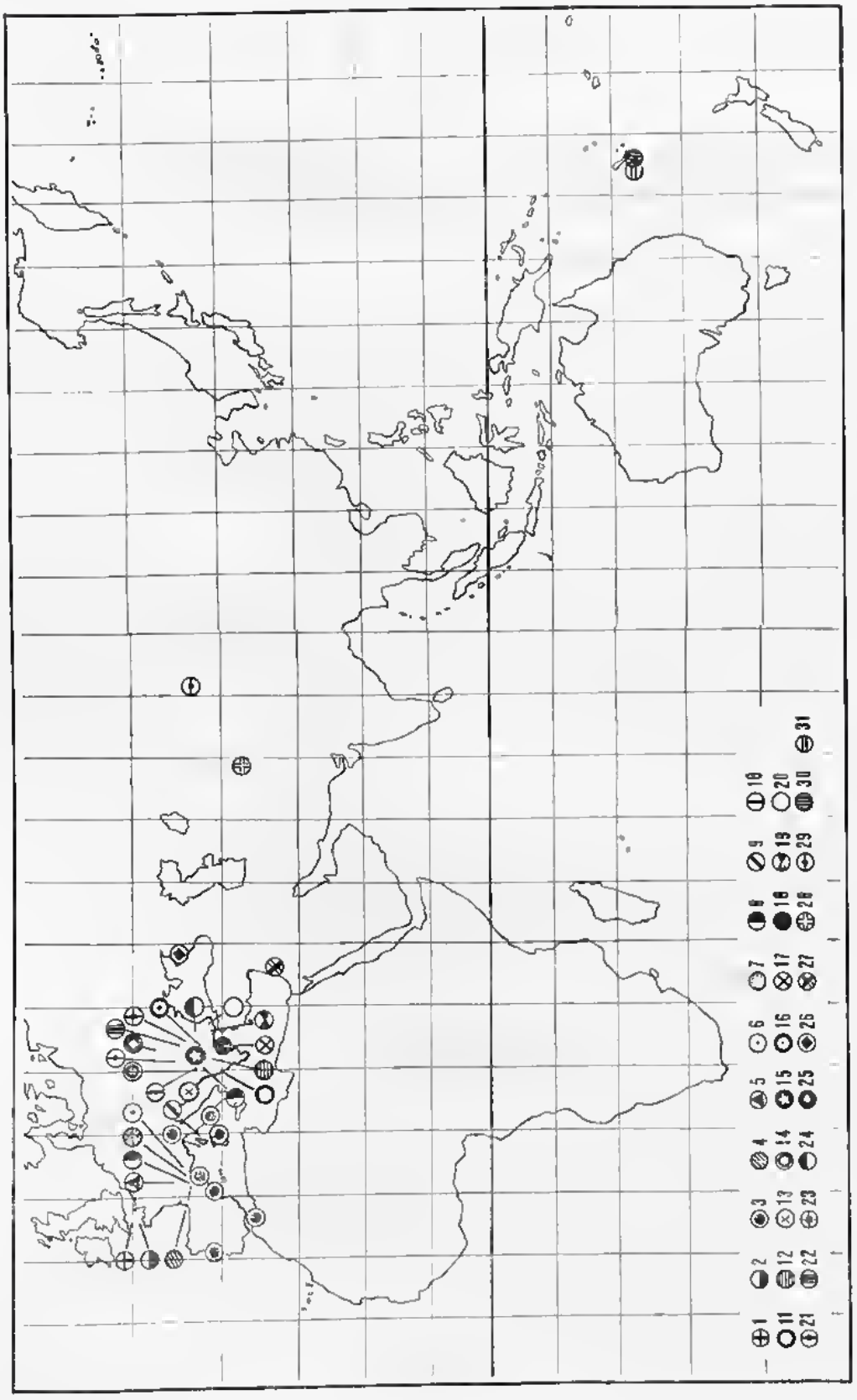


Fig. 81. — Carte de répartition mondiale du genre *Microcharon*. 1, *M. harrisi* Spooner ; 2, *M. teissieri* Levi ; 3, *M. marinus* Chap. et Delam. ; 4, *M. rouchi* Coineau ; 5, *M. bouti* Coineau ; 6, *M. juberthiei* Coineau ; 7, *M. doueti* Coineau ; 8, *M. angelieri* Coineau ; 9, *M. sisyphus* Chap. et Delam. ; 10, *M. profundalis* Karaman et *M. pr. kumanovensis* Karam. ; 11, *M. latus prespensis* Karam. ; 12, *M. latus* Karam ; 13, *M. hercegovinensis* Karam. ; 14, *M. pr. beranensis* Karam. ; 15, *M. stygius* Karam. ; 16, *M. major* Karam. ; 17, *M. siggius hellenae* Chap. et Delam. ; 18, *M.* sp. ; 19, *M. thracicus* Cvetkov ; 20, *M. eurydici* Cvetkov ; 21, *M. motasi* Serban ; 22, *M. orghidani* Serban ; 23, *M. oltenicus* Serban ; 24, *M. apotoniacus* Cvetkov ; 25, *M. acherontis* Chappuis ; 26, *M. tantalus* Birst. et Ljov. ; 27, *M.* sp. ; 28, *M. halophilus* Birst. et Ljov. ; 29, *M. kirghisicus* Jankows. ; 30, *M. heimi* Coineau ; 31, *M. salvati* Coineau.

Source : MNHN, Paris

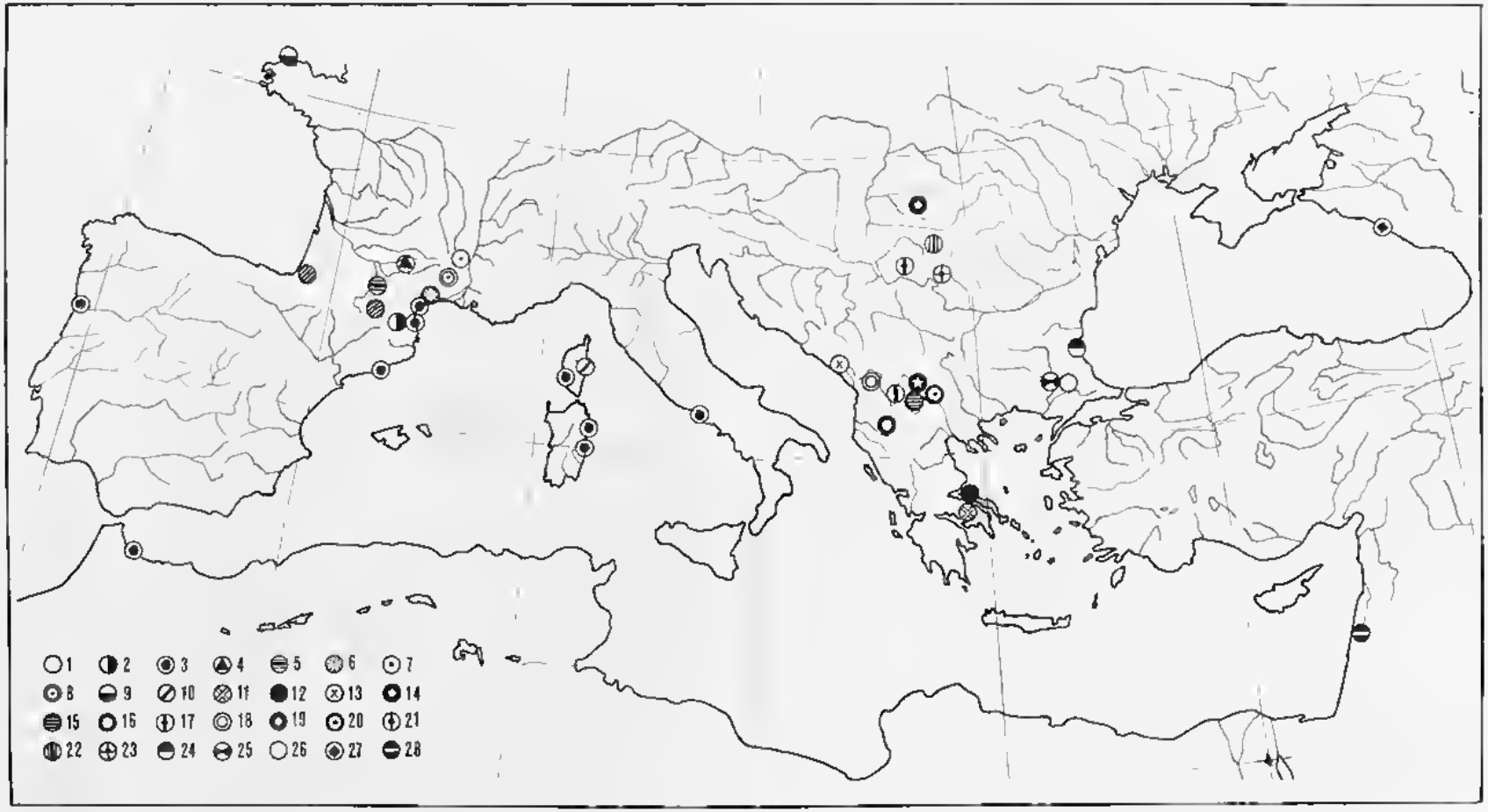


Fig. 82. — Carte de répartition du genre *Microcharon* dans le bassin méditerranéen. 1, *Microcharon rouchi* Coineau ; 2, *M. angelieri* Coineau ; 3, *M. marinus* Chap. et Delam. ; 4, *M. boui* Coineau ; 5, *M.* sp. ; 6, *M. douelli* Coineau ; 7, *M. juberthiei* Coineau ; 8, *M. juberthiei ramosus* ; 9, *M. teissieri* Lévi ; 10, *M. sisyphus* Chap. et Delam. ; 11, *M. stygius helenae* Chap. et Delam. ; 12, *M.* sp. ; 13, *M. hercegovinensis* Karam. ; 14, *M. Stygius* Karam. ; 15, *M. latus* Karam. ; 16, *M. l. prespensis* Karam. ; 17, *M. profundalis* Karam. et *M. pr. kumanovensis* Karam. ; 18, *M. pr. beranensis* Karam. ; 19, *M. acherontis* Chappuis ; 20, *M. major* Karam. ; 21, *M. motasi* Serban ; 22, *M. orghidani* Serban ; 23, *M. oltenicus* Serban ; 24, *M. appoloniacus* Cvetkov ; 25, *M. thracicus* Cvetkov ; 26, *M. eurydici* Cvetkov ; 27, *M. tantalus* Birst. et Ljov. ; 28, *M.* sp.

Source : MNHN, Paris

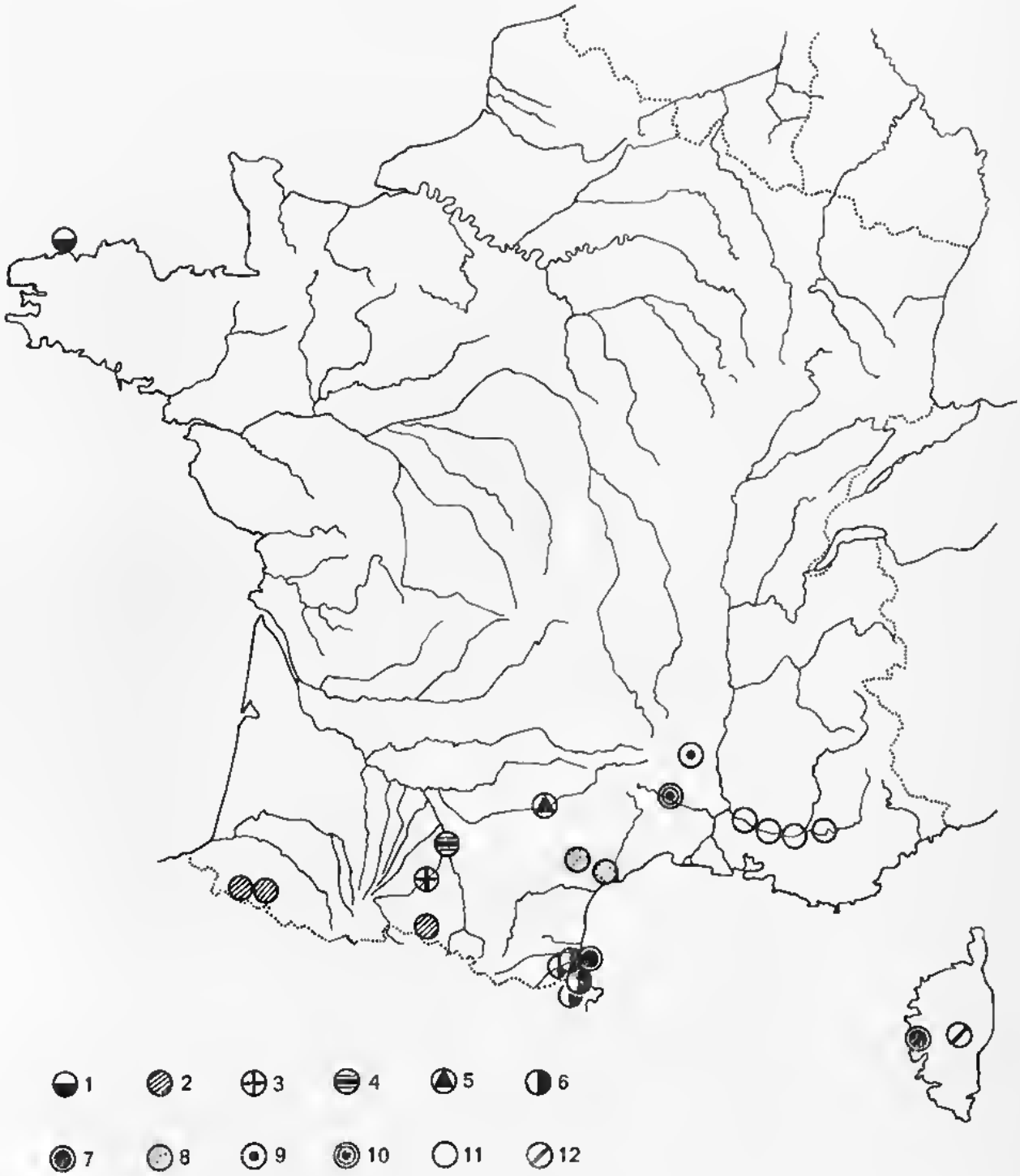


Fig. 83. — Répartition du genre *Microcharon* en France. 1, *M. teissieri* (Lévi) ; 2, *M. rouchi* Coineau ; 3, *M.* sp. ; 4, *M.* sp. ; 5, *M. boui* Coineau ; 6, *M. angelieri* Coineau ; 7, *M. marinus* Chap. et Delam. ; 8, *M. doueti* Coineau ; 9, *M. juberthiei* Coineau ; 10, *M. juberthiei ramosus* Coineau ; 11, *M.* sp. ; 12, *M. sisyphus* Chap. et Delam.

Ce sont :

- Une forme provenant d'une grotte de Syrie non loin de Beyrouth ;
- Une forme à la « grotte du Singe » (Hérault) ;
- Une forme récoltée dans un puits près de Toulouse (Delamare Deboutteville 1960).

Source : MNHN, Paris

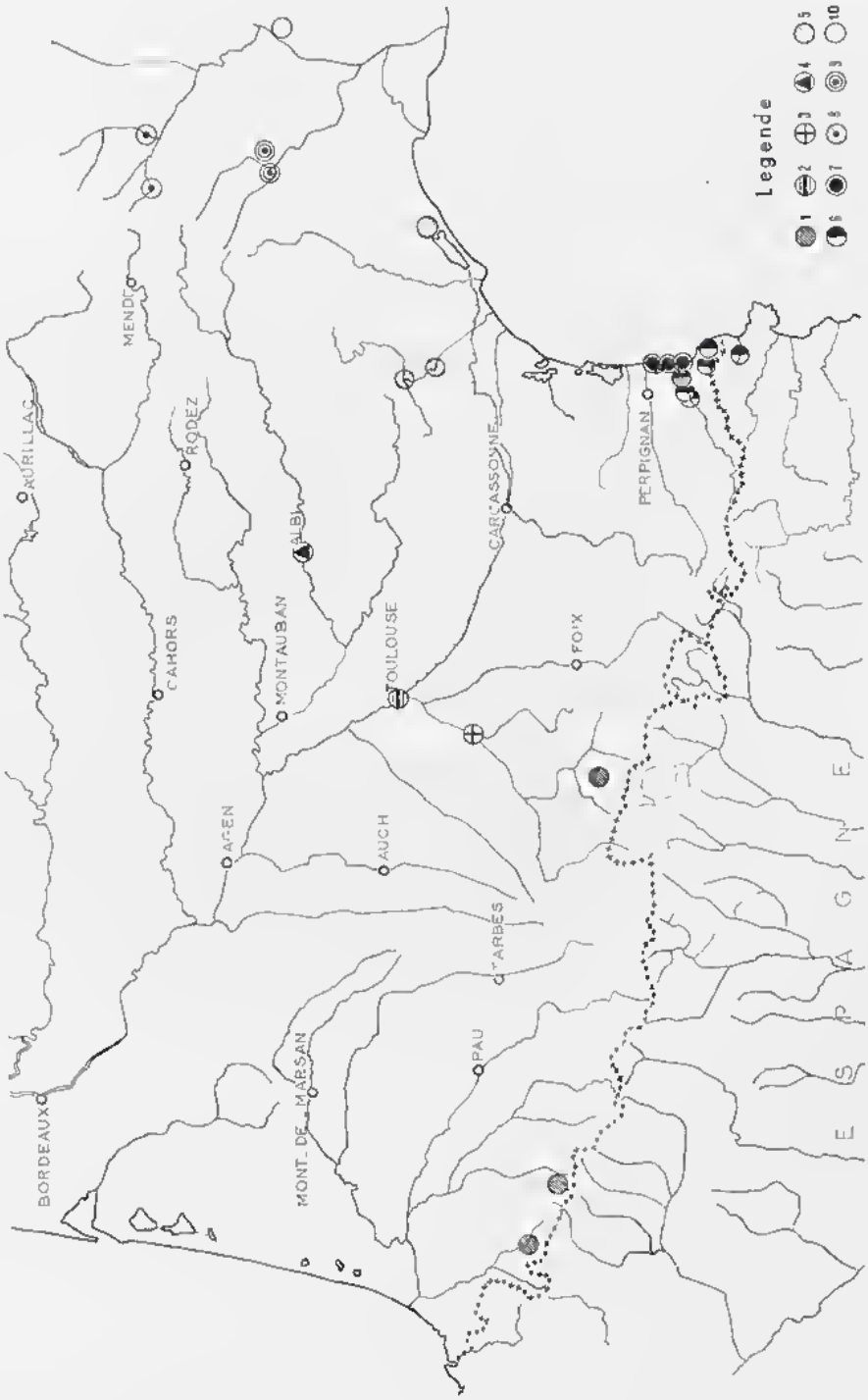


Fig. 84. — Répartition du genre *Microcharon* dans le sud de la France. 1, *M. rouchi* Coineau ; 2, *M.* sp. ; 3, *M.* sp. ; 4, *M. boui* Coineau ; 5, *M. doueti* Coineau ; 6, *M. angelieri* Coineau ; 7, *M. martinus* Chap. et Delam. ; 8, *M. juberthiei* Coineau ; 9, *M. juberthiei ramosus* Coineau ; 10, *M.* sp.

Source : MNHN, Paris

Nous possédons dans nos collections plusieurs espèces à étudier :

— Une forme de Vinon-sur-Verdon (leg. Bou) ;

— Une forme des sables de la Durance (récoltes personnelles, et récoltes de Lescher-Moutoué et Bou) ;

— Une forme littorale des plages de l'île d'Eubée, Grèce (leg. Travé et Matsakis) (cartes des figures 82, 83 et 84).

Nous constatons que *Microcharon* peuple le benthos marin des deux rives de la Manche, les plages littorales du Portugal, les nappes phréatiques de plusieurs cours d'eau du Sud de la France, une grande partie du littoral méditerranéen, les eaux phréatiques des Balkans, de Roumanie et de Bulgarie, le littoral caucasien de la mer Noire, l'Asie centrale, et les sables détritiques coralliens du benthos marin de Nouvelle-Calédonie (fig. 81).

Cette vaste répartition n'englobe, jusqu'à maintenant ni le continent américain pourtant activement prospecté, ni l'Afrique (*M. marinus* du littoral marocain est considéré comme appartenant au domaine méditerranéen).

A l'échelle du bassin méditerranéen (fig. 81), une espèce, *M. marinus*, fréquente les plages du rivage occidental de la Méditerranée (Nord-Est de la côte espagnole, Roussillon, côte ouest italienne, côte ouest de la Corse, rivages est sardes, ainsi que le littoral marocain). La même espèce occupe les plages littorales proches de Porto (Portugal). Une seconde espèce littorale habite les sables de l'île d'Eubée (Grèce).

Un grand nombre d'espèces continentales occupent la Yougoslavie, la Bulgarie, la Roumanie, la Transylvanie et les nappes phréatiques de plusieurs cours d'eau du sud de la France (fig. 83 et 84).

Deux groupes bien différenciés de *Microcharon* s'individualisent nettement l'un par rapport à l'autre :

— Les espèces marines possèdent 5 articles seulement aux antennes I, et 1 soie pectinée à l'endite des maxilles II ; les pléopodes III offrent un endopodite garni de 3 tiges pennées ; les griffes des dactyles des péréiopodes sont courtes. La comparaison des 4 espèces du benthos marin met en évidence la parenté probable de *M. teissieri* et *M. harrisi*, très proches morphologiquement, et vivant l'une sur la rive française, l'autre sur la rive britannique de la Manche. Par contre, *M. heimi* et *M. salvati*, qui cohabitent dans les sables coralliens de Nouvelle-Calédonie, offrent relativement beaucoup moins de points communs.

— Toutes les espèces dulçaquicoles offrent des antennes I composées de 6 articles, elles ne possèdent pas de soie pectinée à l'endite des maxilles II ; l'endopodite des pléopodes III demeure glabre ; les péréiopodes plus grêles, sont plus allongés et le dactyle montre des griffes très longues.

L'ensemble des caractères portant sur la forme du sympode du pléopode II mâle, et sur la présence de 2 ou 4 soies et l'absence de soies au pléopode II femelle, tend à montrer qu'il existe peut-être deux contingents évolutifs au sein des espèces d'eau douce :

— Le groupe des formes françaises continentales auquel s'ajoute *M. acherontis* (pléopode II femelle glabre ; pléopode II mâle au sympode arrondi à son extrémité).

— Le groupe des formes de Yougoslavie, Roumanie, Bulgarie (pléopode II femelle muni de soies ; pléopode II mâle dont le sympode possède une extrémité distale étirée en pointe).

Des formes intermédiaires (pléopode II femelle avec soies, pléopode II mâle à sympode arrondi) se situent à l'est de cette zone : *M. halophilus*, *M. kirghisicus*, *M. tantalus* (et *M. latus*). Une autre forme intermédiaire correspond à *M. marinus* littorale.

Ces remarques ne traduisent que des degrés évolutifs des espèces les unes par rapport aux autres, mais ne présument en rien de liens phylétiques. Il est tout de même intéressant de constater que ces degrés évolutifs coïncident à peu près avec des répartitions géographiques. Notons encore que parmi les formes françaises par exemple, deux espèces telles que *M. rouchi* et *M. boui*, appartenant toutes deux au même réseau hydrographique, et situées en bordure du bassin aquitain ne sont pas sans présenter quelques affinités. Il en est de même pour *M. juberthiei* de l'Ardèche, et *M. doueti* de l'Hérault (fig. 83-84) qui offrent de nombreux points communs.

Le genre *Microcharon* découvert tout d'abord dans les nappes phréatiques continentales posait alors un problème quant à son origine possible. Déjà Chappuis lorsqu'il découvrit *M. acherontis* en Transylvanie, considéra que le genre *Microcharon* pouvait fort bien représenter une relique des mers tertiaires. Le peuplement du benthos interstitiel marin par le genre (*M. teissieri*, et *M. harrisi* surtout, qui séjourne à 9 milles marins du rivage et à une profondeur de 42 à 50 m) apporte beaucoup de poids à cette hypothèse, et désormais l'origine marine du genre *Microcharon* ne fait aucun doute pour la plupart des auteurs. La découverte des deux espèces néo-calédoniennes confirme ce point de vue.

Source : MNHN, Paris

La pénétration dans les eaux continentales souterraines s'est sans doute effectuée par l'intermédiaire du milieu interstitiel littoral. Il y aurait eu tout d'abord adaptation au milieu psammique marin, puis adaptation au milieu saumâtre littoral et adaptation progressive au milieu interstitiel dulçaquicole (Delamare Deboutteville, 1960). Cette insertion dans le milieu souterrain continental était en quelque sorte préparée par des animaux tels que *Microcharon*, euryhalins, eurythermes, et à spécificité écologique relativement large vis-à-vis du type granulométrique qu'ils fréquentent (sables grossiers à maximum granulométrique situé entre 0,5 et 2 mm, dépourvus d'éléments trop fins). Un comportement aussi privilégié a sans nul doute favorisé le passage du milieu marin aux eaux souterraines continentales. Les impératifs écologiques (granulométrie, salinité, température) et un thigmotactisme puissant, dictent la répartition de ces animaux. Il est possible que le genre puisse être récolté dans d'autres régions, là où les conditions optimales se trouvent réalisées.

Les conditions de vie de *M. angelieri* dans les eaux phréatiques du Tech et de la Baillaurie sont fort intéressantes. *M. angelieri* vit en effet à une distance d'une dizaine de kilomètres de la mer, au Boulou par exemple, ainsi qu'à une distance beaucoup plus proche du rivage marin (200 m du littoral, à Banyuls-sur-Mer ; 400 m de l'embouchure du Tech), et peut supporter une très légère augmentation de la concentration en ClNa. La zone marécageuse de l'embouchure du Tech dépourvue de système de pompage, n'a pas permis d'étudier la distance qui sépare la dernière station de *M. angelieri* (à 400 m du rivage marin) des stations littorales à *M. marinus*. Nous n'avons jamais récolté *M. marinus* à 400 m du rivage marin, et nous n'avons jamais recueilli *M. angelieri* dans les sables littoraux. Il n'est pas pour autant question d'envisager que *M. angelieri* est un immigrant de « l'époque actuelle » passant du milieu interstitiel littoral au milieu souterrain continental, comme nous le fait dire Birstein (1965). Il est bien entendu que *M. angelieri* a pu effectuer ce passage à une époque récente, mais à l'échelle géologique du terme !

L'origine « méditerranéenne » du genre *Microcharon* admise par différents auteurs devient fort discutable en raison des découvertes récentes. De nombreuses espèces vivent en effet dans le bassin méditerranéen, ou à la périphérie, et viennent en faveur de cette hypothèse. Mais des espèces de plus en plus nombreuses fréquentent des régions nettement en marge de « l'influence méditerranéenne » et n'étayent pas cette conception. Ainsi, par exemple, la présence de *Microcharon* dans le benthos de la Manche, dans les sables littoraux du Portugal, dans les nappes phréatiques de cours d'eau du réseau hydrographique du bassin aquitain, dans les zones n'ayant pas subi de transgression marine depuis le début du tertiaire, et dans les sables coralliens de Nouvelle-Calédonie, vont à l'encontre d'une telle théorie. Birstein et Ljovuschkin datent le peuplement de *Microcharon kirghisicus* de la région du lac Yssyk-Koul, à une époque antérieure au Tertiaire inférieur et déduisent que le genre existait déjà probablement dans les eaux interstitielles littorales de mers antérieures au Tertiaire qui recouvraient l'Asie Centrale. Sans aller jusqu'à admettre que *Microcharon* est un genre cosmopolite, comme Spooner (1959) le laisse entendre, l'hypothèse de Birstein semble se confirmer si l'on en juge par la répartition de *M. boui* et de *M. rouchi* au pourtour d'une région qui n'a pas subi de transgression marine depuis une époque voisine du début du Tertiaire.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VIII

RÉPARTITION DU GENRE ANGELIERA

Le genre *Angeliera* n'a été récolté jusqu'à maintenant que dans les eaux souterraines littorales. Dans le monde, le genre se répartit de la façon suivante (fig. 85, 86) :

Angeliera phreaticola Chappuis et Delamare, sables littoraux, Roussillon, Cannes, Corse, Sardaigne, Fort Dauphin (Madagascar), Madras.

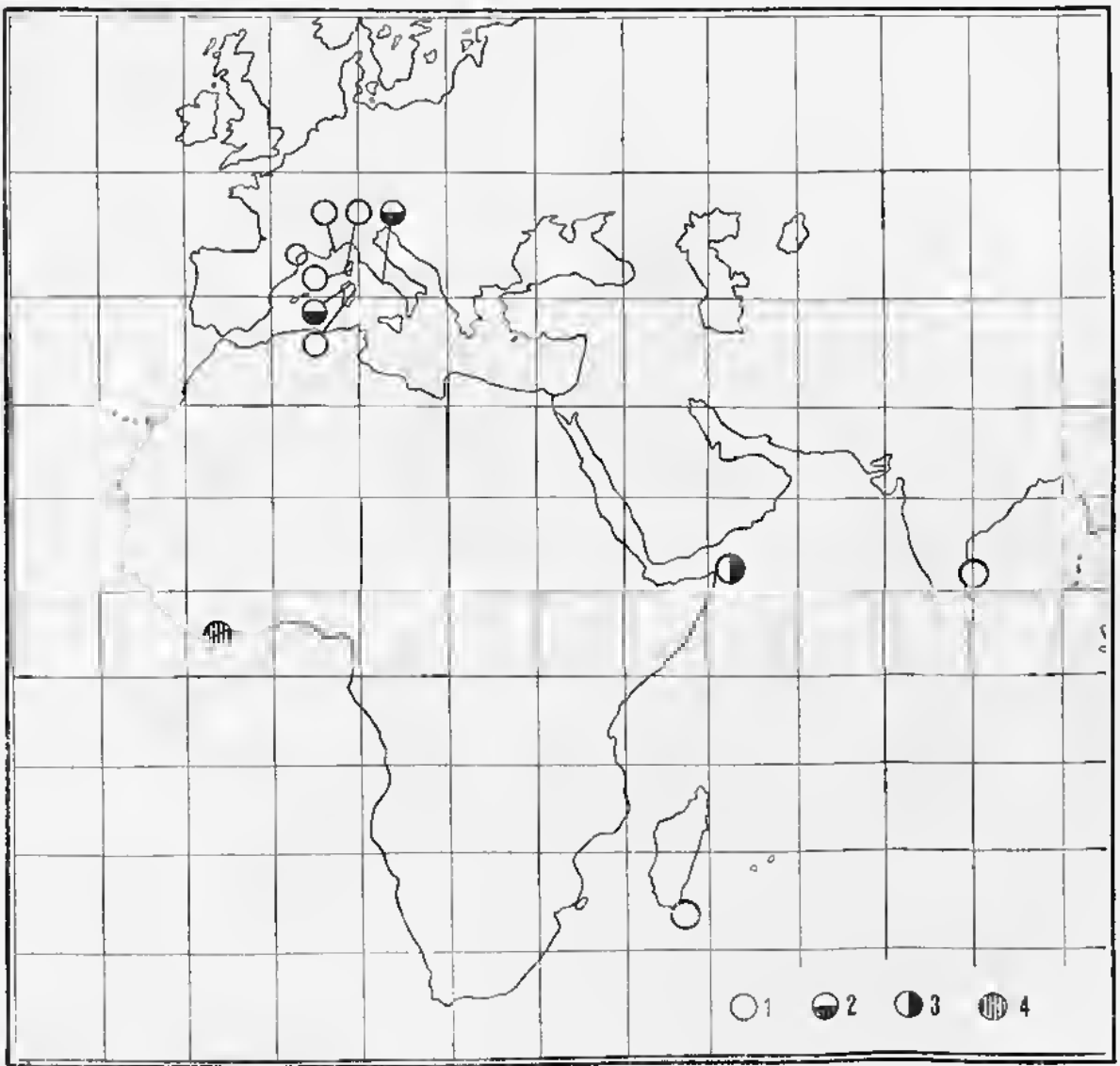


FIG. 85. — Carte de répartition du genre *Angeliera* à l'échelle mondiale. 1, *Angeliera phreaticola phreaticola* Chappuis et Delamare ; 2, *Angeliera phreaticola ischiensis* Schulz ; 3, *Angeliera xarifae* Siewing ; 4, *A.* sp.

Source : MNHN, Paris

Angeliera phreaticola ischiensis Schulz, île d'Ischia (Italie), nord-ouest de la Sardaigne.
Angeliera zarifae Siewing, golfe d'Aden.
Angeliera sp. Tabou (Côte d'Ivoire).

Angeliera phreaticola fréquente exclusivement les eaux souterraines littorales saumâtres. Nous ne l'avons jamais recueilli dans les sables du Tech malgré des prélèvements échelonnés sur plusieurs années. *Angeliera* supporte des variations très grandes de salinité, mais nous ne l'avons jamais rencontré dans les eaux douces du Tech (le Microparasellide récolté au Boulou par ANGELIER n'est autre que *Microcharon angelieri*, et non *A. phreaticola*).

Angeliera reste donc pour l'instant rare. Sa répartition, fort discontinue, n'apporte que peu d'enseignements du point de vue biogéographique.

Remarquons cependant la surprenante répartition d'une seule et même espèce vivant dans les rives sablonneuses de Méditerranée, à Madagascar et à Madras.

Angeliera ne possède pas de représentant marin, mais reconnaît une origine marine, à peu près sûrement. La colonisation vers le milieu continental ne s'est donc pas produite pour ce genre et s'est arrêtée au niveau des eaux interstitielles littorales.

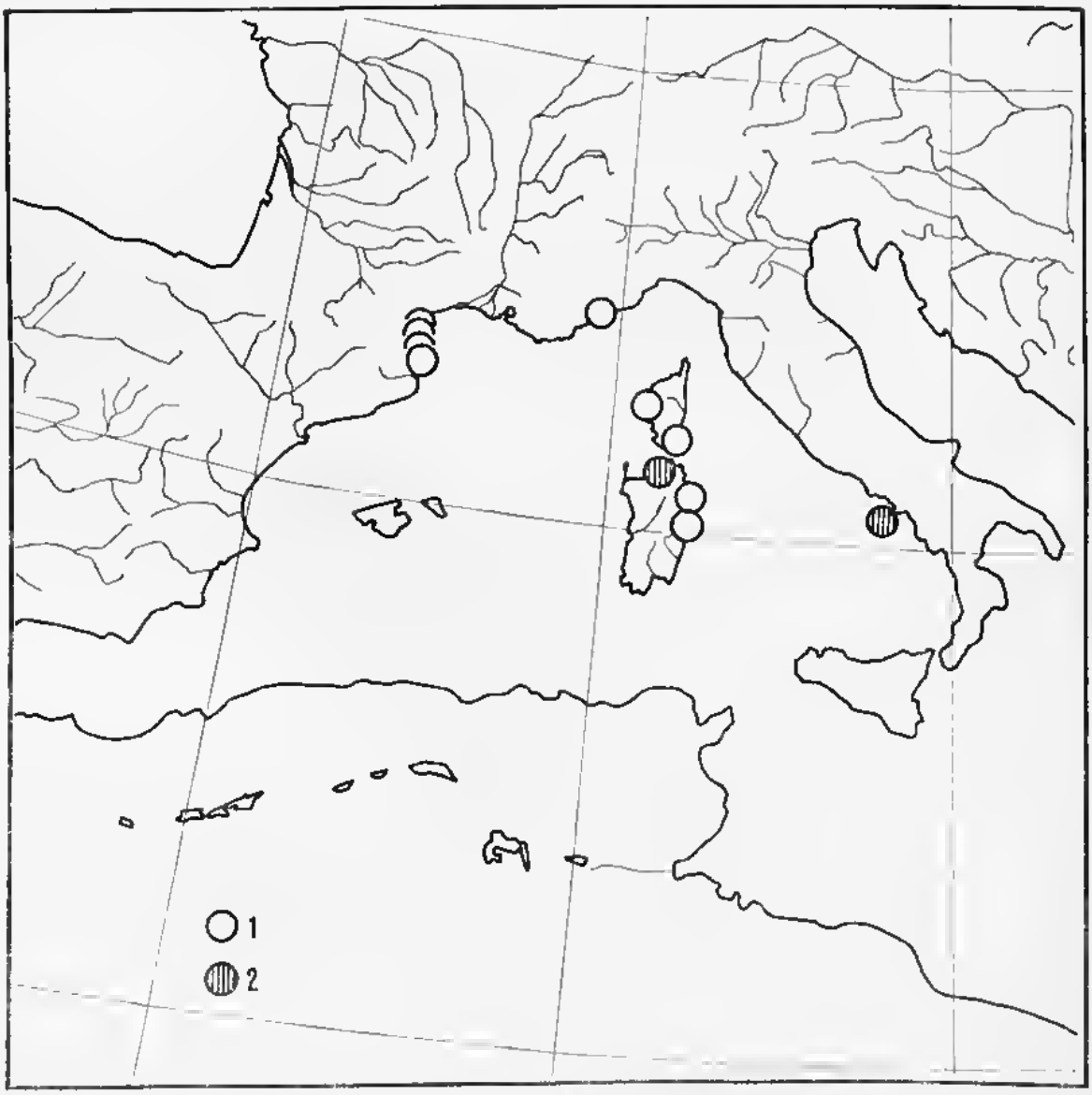


FIG. 86. — Répartition du genre *Angeliera* dans le bassin méditerranéen. 1, *Angeliera phreaticola phreaticola* Chappuis et Delamare ; 2, *Angeliera Phreaticola ischiensis* Schulz.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Les découvertes récentes de *Microcharon* confirment l'origine marine du genre. Selon Birstein et Ljovuschkin, la date d'expansion du genre *Microcharon* pourrait être reculée à une époque précédant le Tertiaire.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A l'issue de cette étude consacrée aux Isopodes interstitiels des genres *Microcharon* et *Angeliera*, certains caractères biologiques semblent maintenant suffisamment établis pour permettre de dégager les traits remarquables qui caractérisent la biologie de ces animaux. *Angeliera* ne fréquente que les plages littorales alors que *Microcharon* vit dans les fonds meubles marins, le long des côtes sableuses, et dans la nappe phréatique des cours d'eau.

Dans une première partie, nous avons été conduite à rappeler les facteurs écologiques qui modèlent la vie de *Microcharon* et *Angeliera* et ceux qui limitent leur répartition. L'écologie des plages littorales doit être envisagée d'un point de vue dynamique : ces bandes sableuses, frontières entre le domaine marin et le domaine continental, représentent des zones d'échange très complexes et de transition entre les eaux affluant du continent et les eaux marines apportées par les vagues. Sous la double impulsion du débit variable de la nappe phréatique incidente et des apports marins dûs aux vagues, l'extension de la « zone de mélange » subit des fluctuations plus ou moins importantes ; ces déplacements engendrent une très grande instabilité au sein de la plage, en ce qui concerne la température et la salinité particulièrement. L'évolution annuelle de la température à Argelès-sur-Mer, se traduit par des variations d'une amplitude d'environ 11 à 14 °C ; la salinité varie dans de grandes proportions en un point donné de la plage, et selon une radiale, en fonction du flux phréatique et de l'état d'agitation de la mer. Le milieu interstitiel littoral se caractérise donc par sa grande instabilité qui s'oppose à la stabilité relative des nappes phréatiques continentales profondes, au débit constant, et dont la température ne varie que dans de faibles proportions (amplitude maximum de 1 à 2 °C à une distance de 150 m environ du lit du Tech, à 8 m de profondeur). Les sables siliceux ou détritiques coralliens, à maximum granulométrique situé entre 0,8 et 1,6 mm, assurent les conditions de gisement les plus favorables à la colonisation par *Microcharon* et *Angeliera*, s'ils garantissent l'intégrité des méats intra-sableux par l'absence d'éléments fins qui risqueraient de colmater les interstices et par une irrigation suffisante nécessaire à une bonne oxygénation, et s'ils ne sont ni tassés par les vagues, ni mobilisés.

Comment *Microcharon* et *Angeliera* se comportent-ils à l'intérieur d'une plage aux facteurs écologiques aussi labiles ?

Le déplacement, les remaniements et les frottements des grains de sable qui entraînent la discontinuité des canalicules intra-sableux sont néfastes à ces Isopodes qui fuient le lisré sableux battu par les vagues. Ils suivent alors les déplacements de la zone de mélange vers des portions de plage plus stables, en retrait sous le cordon littoral, ou bien émigrent en profondeur lorsque la zone de mélange devient trop morcelée. Pendant les périodes calmes en mer et de faible débit des eaux continentales, la zone de mélange atteint son maximum d'extension en même temps que l'aire de répartition des Isopodes dont les migrations suivent intimement les déplacements de la zone de mélange. *M. marinus* et *Angeliera phreaticola* sont peu sensibles aux variations de température et de salinité, qui ne sont donc pas des facteurs limitatifs dans leur répartition. *Microcharon* et *Angeliera* sont liés au sable par un thigmotactisme puissant ; longs et étroits, dépourvus d'yeux et fragiles, ils courent avec agilité à l'intérieur du dense réseau de fins couloirs sous la dépendance étroite de cette puissante réaction envers le substrat. Leur euryhalinité *(M. marinus, M. angelieri, M. heimi, Angeliera)* et leur eurythermie les rendent susceptibles de supporter d'importantes variations de salinité et de température. Ils se nourrissent de limons et de matières organiques en suspension dans l'eau. Tels sont les principaux traits qui caractérisent les Isopodes interstitiels, ainsi que bien d'autres groupes de ce milieu.

Nous fixons, dans la seconde partie de ce travail, de nombreux points de la biologie des Isopodes interstitiels ; une confrontation de ces données originales avec la biologie des Isopodes non souterrains et une mise en parallèle avec quelques tendances de la faune souterraine et cavernicole mettent en relief les modalités si particulières de reproduction et de développement de ces Isopodes.

Si les caractères sexuels secondaires tels que la taille des mâles, inférieure à celle des femelles, se manifestent chez les Isopodes interstitiels et « libres », la différenciation liée aux antennes I des

Source : MNHN, Paris

mâles qui portent un plus grand nombre de bâtonnets hyalins, est particulière à quelques espèces de *Microcharon*. Les caractères sexuels primaires permanents du mâle de *Microcharon* et *Angeliera* sont communs à tous les Parasellides. Le mâle offre deux apophyses génitales appendues à la région caudale et ventrale du 7e péréionite. Les deux premières paires de pléopodes sont transformées en appendice copulateur ; il est permis de supposer que l'endopodite des pléopodes II est bien l'organe d'intromission des éléments reproducteurs mâles dans les voies génitales femelles.

Un caractère sexuel marque le péréiopode 5 de *Angeliera* mâle, pince préhensible destinée probablement à maintenir la femelle pendant l'accouplement.

Notons la réduction qui frappe le nombre d'oostégites, caractères sexuels primaires temporaires : trois paires seulement de lamelles incubatrices adjointes à la coxa des péréiopodes 2, 3 et 4, limitent le marsupium, alors qu'il en existe généralement 4 chez les *Janiridae*, qui apparaissent après deux mues, la première mue ne libérant que des oostégites rudimentaires. Les trois paires d'oostégites de *Microcharon*, *Paracharon* et *Angeliera* s'épanouissent en une seule mue. Une longue dépression ventrale affecte les segments thoraciques antérieurs des femelles ovigères.

Le marsupium de *Microcharon* et de *Paracharon* abrite deux gros œufs, celui de *Angeliera*, un seul, énorme. Cette réduction du nombre d'œufs, par rapport aux formes des milieux ouverts, poussée à l'extrême chez *Angeliera* et corrélative d'une augmentation de taille, se retrouve chez de nombreux groupes interstitiels et souterrains continentaux (Delamare Deboutteville, 1960 ; Vandel, 1964).

Cette réduction du nombre d'œufs retentit sur les modalités du développement.

Le développement intramarsupial suivi chez *Microcharon marinus* et *Angeliera phreaticola* reproduit la même succession de phases principales que chez *Jaera albifrons*. La vie marsupiale se divise en deux périodes : l'étape embryonnaire proprement dite, et l'étape larvaire, séparées par la rupture du chorion. Au cours de la phase embryonnaire, l'embryon acquiert les ébauches rudimentaires des appendices céphaliques et des 6 paires de péréiopodes antérieurs qui caractérisent le stade C. Après la chute du chorion se succèdent les trois stades D, E et F ; au stade D, la première cuticule embryonnaire maintient l'embryon arqué, la face ventrale convexe et les ébauches se complètent ; la courbure de l'embryon s'inverse au stade E, en même temps que commence la segmentation du péréion ; le vitellus, refoulé dorsalement dans une bosse, persiste ; il régresse entièrement au stade E, tandis que l'articulation des appendices se poursuit ; l'embryon prépare la mue qui le fait passer de la vie intramarsupiale à la vie post-embryonnaire. Un seul embryon parvient au terme du développement intramarsupial, chez *Microcharon*, l'autre étant expulsé du marsupium devenu trop exigu pour héberger les deux volumineux embryons. Le développement des deux œufs n'est pas tout à fait synchrone.

Trois stades post-embryonnaires conduisent le jeune *Microcharon* qui se libère du marsupium au stade adulte, tandis que quatre stades sont nécessaires à *Angeliera* pour parvenir à la maturité, comme chez les individus de *Jaera* les plus précoces. La description complète de l'ontogenèse de plusieurs espèces de *Microcharon* et de *Angeliera*, avec une énumération de critères commodes, permet de sérier le développement de ces espèces. Au stade I, tous les individus présentent un seul pléopode, le pléopode II d'aspect femelle : les sexes ne sont pas encore différenciés ; l'absence des péréiopodes 7, la réduction du 7e péréionite et la chétotaxie rudimentaire caractérisent ce stade. Dès le stade II, le développement de *Angeliera* et de *Microcharon* divergent. Les péréiopodes 7 à l'état d'ébauches et le pléopode I mâle (première manifestation de la différenciation des sexes), la chétotaxie toujours incomplète, constituent les caractères saillants du stade II de *Microcharon*. Le stade II de *Angeliera* ne se distingue du premier que par l'apparition d'une soie rostrale au premier péréionite. Le stade III de *Microcharon* et de *Angeliera* est l'homologue du stade prémâle de *Jaera marina* (décrit par Bocquet) qui se manifeste par la présence du pléopode I mâle incomplet chez *Microcharon*, à l'état d'ébauche chez *Angeliera*, et la libération des pléopodes II mâles incomplets chez les deux genres. Les ébauches des péréiopodes 7 apparaissent chez *Angeliera*. Le stade suivant, ou stade IV, coïncide avec l'adulte chez *Microcharon*, tandis que ce stade transitoire caractérisé par les péréiopodes 7 fonctionnels, mais plus courts que les péréiopodes 6, mène *Angeliera* à l'adulte au stade suivant.

Le développement post-embryonnaire de *Microcharon* est donc raccourci par rapport à celui de *Jaera* par suppression d'un stade au cours de la « période juvénile » définie par Bocquet ; celui de *Angeliera* apparaît également plus condensé grâce à l'apparition simultanée de toutes les ébauches des péréiopodes 7 et des pléopodes mâles sexuels.

Le développement intramarsupial se déroule en deux mois environ chez *Microcharon*, en un peu plus de deux mois et demi chez *M. angelieri* et *A. phreaticola*. Le développement post-embryon-

Source : MNHN, Paris

naire de *M. marinus* dure environ trois mois, celui de *Angeliera* un peu moins longtemps. Cette relative lenteur du développement, l'allongement considérable de la période intramarsupiale et l'allongement moindre de la phase post-embryonnaire sont caractéristiques du mode de vie interstitiel (Delamare Deboutteville, 1960). Il semble opportun de souligner que cette tendance se manifeste également chez de nombreuses formes souterraines et cavernicoles.

Le développement embryonnaire s'allonge au détriment du développement post-embryonnaire condensé par rapport à celui de *Jaera* par exemple.

Microcharon marinus et *Angeliera phreaticola*, formes littorales, présentent un cycle de reproduction annuel et saisonnier ; chaque génération fille se reproduit l'année suivant sa naissance, entre avril et octobre, et une partie des mâles et des femelles succombent après la saison de reproduction. Par contre, *Microcharon angelieri*, forme phréatique continentale, semble se reproduire toute l'année et manifeste une atténuation de la périodicité de son cycle de reproduction. Une telle absence de périodicité caractérise un grand nombre de formes souterraines. Les facteurs écologiques instables dans les eaux interstitielles littorales et stables dans les nappes phréatiques profondes influencent probablement le rythme de la reproduction.

Les modalités de la reproduction et du développement des Isopodes interstitiels, témoignages d'une adaptation profonde au milieu interstitiel, manifestent donc diverses tendances caractérisant par ailleurs la plupart des formes souterraines, tendances qui traduisent le ralentissement du métabolisme et de l'activité endocrinienne.

Il semble que la conception de l'origine méditerranéenne du genre *Microcharon* généralement admise, ne puisse plus être soutenue. Si de nombreuses espèces vivent dans le bassin méditerranéen et à la périphérie, la position de plusieurs espèces en marge de l'influence méditerranéenne à l'échelle géologique n'étaye pas ce point de vue. Il conviendrait d'admettre, selon Birstein et Ljovuschkin, que l'époque de dispersion du genre se situe à une époque très ancienne, antérieure au Tertiaire. L'aire de répartition est limitée par une spécificité écologique d'ordre granulométrique. La multiplicité d'aptitudes des Isopodes interstitiels (euryhalinité, eurythermie, spécificité écologique peu stricte) va de pair avec une large répartition, dans le domaine marin, le domaine littoral et dans les eaux souterraines continentales. La plage littorale marine apparaît comme un trait d'union entre l'habitat marin de ces Isopodes et le milieu continental ; cette zone de transition et de passage peut être considérée comme la matrice d'une partie du peuplement souterrain.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Au cours de ce travail qui porte sur les genres *Angeliera* et *Microcharon* (Isopodes interstitiels) :

— Nous confirmons l'instabilité qui règne au sein des plages littorales, et qui s'oppose à la relative stabilité des nappes phréatiques continentales profondes ;

— Nous mettons en évidence les conditions écologiques qui régissent la répartition et la biologie de ces animaux ;

— Le développement intramarsupial et post-embryonnaire est décrit pour la première fois chez les genres *Microcharon* et *Angeliera*. Nous avons été conduite à déterminer la durée de l'incubation et de chaque phase du développement post-embryonnaire ;

— Nous démontrons la lenteur du cycle reproducteur des Isopodes interstitiels par rapport aux Isopodes des milieux non souterrains. Cette tendance se retrouve chez les autres animaux interstitiels et chez les formes souterraines ;

— Nous constatons qu'il n'existe pas de comportement reproducteur typique chez les Isopodes interstitiels (saison de reproduction chez les formes littorales ; reproduction toute l'année, à périodicité atténuée, chez les formes continentales).

ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen dieser Arbeit über die Gattungen *Angeliera* und *Microcharon* (Isopoden des Sandzwischenlückensystems) wurden die ökologischen Bedingungen bestimmt unter welchen diese Krustentiere leben.

Die intramarsupiale-und postembryonäre Entwicklungsform und Dauer beider Gattungen wurden zum ersten Mal bestimmt und beschrieben. Die Entwicklungsdauer ist bei den interstitiellen Formen bedeutend länger als bei den freien Formen und diese Tendenz ist allgemein bei den Zwischenlückenformen jeder Ordnung.

Es wurde festgestellt dass die interstitiellen Isopoden kein besonderes Vermehrungsverhalten ausgebildet haben. Die littoralen Formen vermehren sich über das ganze Jahr, die kontinentalen Arten haben eine abgeschwächte Paarungszeit.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Amanieu (M.), 1965. — Variations au cours d'un cycle annuel de la taille des individus d'une population arcachonnaise de *Porcellio scaber* Latreille, 1804 (Isopode terrestre). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **260**, 5634-5637.

——, 1965. — Cycle reproducteur annuel à Arcachon d'une population maritime de *Porcellio scaber* Latreille, 1804 (Isopode terrestre). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **260**, 5907-5910.

——, 1967. — Cycle reproducteur à Arcachon d'une population d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Amphipode *Talitridae*. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **264**, 1193-1196.

——, 1967. — Variations au cours de deux cycles annuels du nombre d'articles du flagellum antennaire des femelles reproductrices d'une population arcachonnaise d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Amphipodes *Talitridae*. Rapprochement avec le cycle reproducteur. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **264**, 1510-1513.

Angelier (E.), 1953. — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Archs Zool. exp. gén.*, **90** (2), 37-161. 36 fig.

——, et Coll., 1959. — Hydrobiologie de la Corse. Suppl. n° 8 à *Vie Milieu*, 1-277.

Balesdent (M.-L.), 1965. — Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé Isopode). *Bull. Acad. Soc. Lorr. Sc.*, **5** (2), 1-231.

Balesdent-Marquet (M.-L.) et Veillet (A.), 1958. — Déterminisme des caractères sexuels externes chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. *Proc. Int. Congr. Zool.*, **15**, 921-924.

Banta (A. M.), 1910. — A comparison of the reactions of a species of surface Isopod with those of subterranean species. *J. exp. Zool.*, 8, 244-310.

Barker (D.), 1962. — A study of *Thermosbaena mirabilis (Malacostraca, Peracarida)* and its reproduction. *Jl. microsc. Sc.*, **103** (2), 261-286.

Barnard (K. H.), 1920. — Contributions to the Crustacean fauna of South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, **17** part V (11), 319-438, pl. XV-XVII.

——, 1940. — Contributions to the Crustacean fauna of South Africa. XII. Further additions to the Tanaidacea, Isopoda, and Amphipoda, together with keys for the identification of the hither to recorded marine and fresh water species. *Ann. S. Afr. Mus.*, **32**, part V (18), 382-514 (Isopoda).

Bartok (P.), 1944. — Die morphologische Entwicklung von *Bathynella chappuisi. Acta Sci. math. Szeged*, **21**.

Birstein (J. A.), 1950. — La faune cavernicole de la Transcaucasie occidentale. *Russk. zool. Zh.*, **29** (4).

——, 1961. — Quelques remarques au sujet de l'origine de la faune phréatique. Travaux d'hydrobiologie de toute l'Union Soviétique, **4**, 225-229.

——, 1961. — *Microthambena tenuis* n. gen., n.sp., *(Isopoda, Asellota)* and relations of some Asellote Isopods. *Crustaceana*, **2** (2), 132-141.

——, 1964. — Fauna of U.S.S.R. Crustacea, Freshwater Isopods *(Asellota)*, **7** (5), 1-148.

——, 1967. — Les Crustacés Isopodes Asellotes souterrains de Transcaucasie. *Russk. zool. Zh.*, **46** (6), 856-865.

—— et Ljovuschkin (S. I.), 1965. — Subterranean *Paraselloidea* (Crustacea, Isopoda) in U.S.S.R. *Russk. zool. Zh.*, **44** (7), 997-1013.

—— ——, 1965. — Faune des eaux souterraines saumâtres de l'Asie centrale. *Int. Jnl Speleol.*, **1** (3), 307-320.

—— ——, 1967. — Some results and problem in studying of the subterranean fauna of the U.S.S.R. *Russk. zool. Zh.*, **46** (10), 1509-1534.

Blanc-Vernet (L.), 1958. — Les milieux sédimentaires littoraux de la Provence occidentale (côte rocheuse). Relation entre la microfaune et la granulométrie d'un sédiment. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° 1112.

Bocquet (C.), 1963. — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). *Archs Zool. exp. gén.*, **90** (4), 187-450.

Source : MNHN, Paris

—— et Hoestlandt (H.), 1960. — Sur quelques phénotypes de structure nouveaux de *Sphaeroma serratum* (F.), provenant des côtes méridionales de l'Atlantique Nord. *Archs Zool. exp. gén.*, **98**, notes et revues (1), 1-11.

—— et Lévi (C.), 1955. — *Microjaera anisopoda* nov. gen., n.sp., Isopode psammique de la sous-famille nouvelle des *Microjaniridae*. *Archs Zool. exp. gén.*, **92** (3), 116-134.

Boisseau (J.-P). 1957. — Technique pour l'étude quantitative de la faune interstitielle des sables. *C.R. Congr. Soc. sav. Paris Sect. Sci.*, 117-119.

—— et Renaud (J.), 1955. — Répartition de la faune interstitielle dans un segment sablo-vaseux du bassin d'Arcachon. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **241**, 123-125.

Bou (Cl.), 1968. — Faune souterraine du Sud-Ouest du Massif Central. II. Contributions à la connaissance de la faune des eaux souterraines de l'Albigeois. *Annls Spéléol.*, **23** (2). 442-473.

—— et Rouch (R.), 1967. — Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **265**, 369-370.

Bradfield (A. E.), 1964. — The oxygen content of interstitial water in sandy shores. *J. Anim. Ecol.*, **33** (1), 97-116.

Bruce (J. R.), 1928. — Physical factors on the sandy beach. Part 1. Tidal, climatic and adaptic. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, n.s., **15** (2), 535-552.

——, 1928. — Physical factors on the sandy beach. Part II. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, n.s., **15** (2), 553-565.

Bückle Ramirez (L. F.), 1965. — Untersuchungen über die Biologie von *Heterotanais oerstedi* Kröyer (Crustacea, Tanaidacea). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **55**, 714-782.

Callame (B.), 1965. — Sur la diffusion des gaz à l'intérieur des sédiments marins. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **260**, 1220-1223.

Cals (P.), Delamare Debouteville (C.) et Renaud-Mornant (J.), 1968. — Nature et adaptations à un mode de vie en milieu interstitiel des structures cuticulaires céphaliques chez *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chapuis *(Crustacea, Mystacocarida)*. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **266**, 126-129.

Campbell-Parmentier (F.), 1963. — Vitellogenèse, maturation des ovocytes, accouplement et ponte en relation avec l'intermue chez *Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé, Amphipode *Talitridae*). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **88** (4), 474-488.

Caumartin (V.), 1959. — Quelques aspects nouveaux de la microflore des cavernes. *Annls Spéléol.*, **14** (1-2), 147-157.

Chappuis (P.-A.), 1920. — Die Fauna der unterirdischen Gewässer. *Die Binnengewässer*, **3**, 175 p.

——, 1942. — *Microcharon acherontis* sp. nov., ein neuer subterraner Isopode. *Fragm. faun. hung.*, **5** (3-4), 120-121.

——, 1946. — Un nouveau biotope de la faune souterraine aquatique. *Bull. Sect. scien. Acad. roum.*, **29** (1), 1-8.

——, 1950. — La récolte de la faune souterraine. Biospeologica, *Notes biospéologiques*, **5**, 1-29.

——, 1951. — Un nouveau Parasellide de Tasmanie *Pseudasellus nicholsi*, n. gen. n.sp. *Archs Zool. exp. gén.*, **88**, Notes et Revue (1), 7-19.

——, 1953. — Nouveaux Crustacés troglobies de l'Italie du Nord. *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, **4**.

——, 1959. — Crustacés des eaux douces de l'île Amsterdam : *Protocharon antarctica* n.sp. *Mém. Inst. scient. Madagascar*, **12** A, 13-24, 5 fig.

—— et Delamare Debouteville (C.), 1952. — Nouveaux Isopodes (Crustacea) du sable des plages du Roussillon. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **234**, 2014-2016.

—— ——, 1954. — Recherches sur les Crustacés souterrains. *Archs. Zool. exp. gén.*, **91** (1), Biospéologica, n° 74, 103-138.

Charniaux-Cotton (H.), 1957. — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Crustacé Amphipode. *Annls Sci. nat. Zool.*, **19**, 411-559.

——, 1964. — Endocrinologie et génétique du sexe chez les Crustacés supérieurs. *Annls Endocr.*, **25** (5 suppl.), 36-42.

Chilton (C.), 1894. — The subterranean Crustacea of New Zealand with some general remarks on the faune of caves and wells. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, **6**, 163-284.

Cléret (J.-J.), 1966. — Le rapport numérique des sexes dans quelques populations naturelles de *Jaera albifrons* Leach. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10e Sér., **7**, 155-160.

Source : MNHN, Paris

COINEAU (N.), 1963. – Contribution à l'étude des Isopodes aquatiques. I. *Microcharon marinus* Chappuis et Delamare Deboutteville et *Microcharon angelieri* n. sp. *(Microparaseltidae). Vie Milieu*, **13** (4), 711-727.
——, 1963. — Présence de *Microcharon angelieri* dans la nappe phréatique de la Baillaurie (Banyuls-sur-Mer). *Vie Milieu*, **14** (1), 197-199.
——, 1964. — A propos de quelques Crustacés interstitiels nouveaux des eaux littorales de Corse. *Vie Milieu*, **15** (3), 809-811.
——, 1966. — Recherches sur la faune des îles méditerranéennes. III. Isopodes et Amphipodes interstitiels de Corse et de Sardaigne. *Vie Milieu*, **17** (1-B), 389-405.
——, 1969. — Contribution à l'étude de la faune interstitielle. Isopodes et Amphipodes. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, n.s., sér. A, Zoologie, **55** (3), 1-71.
——, Isopodes interstitiels de Nouvelle-Calédonie. Editions de la fondation Singer-Polignac, Paris (sous presse).
CONOVEN (R.), 1965. — Notes on the molting cycle, development of second characters and sex-ratio in *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana*, **8**, 308-320.
——, 1967. — Reproduction cycle, early development and fecundity in laboratory populations of the Copepod *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana*, **13** (1), 61-72.
CVETKOV (L.), 1964. — Matériaux sur les Isopodes souterrains de Bulgarie. *Microcharon apolloniacus* n.sp., *Microcharon thracieus* n.sp. *Bull. Inst. Zool. et Mus.*, Acad. Bulgare des Sciences, **16**, 201-213.
——, 1965. — Isopodes souterrains de la Thrace. Faune de la Thrace, **2**, 311-317.
——, 1967. — Matériaux sur les Isopodes souterrains de Bulgarie. II. *Microcharon major* Karaman et *Microcharon phlegetonis* n.sp. *C.R. Acad. bulg. Sci.*, **20** (9), 951-954.
——, 1968. — Morphologie des premiers pléopodes, évolution et position systématique du genre *Microcharon (Crustacea, Isopoda). Bull. Inst. Zool. et Mus.*, **27**, 106-139.
—— et PETROVA (A.), 1965. — Recherches sur la faune phréatique de la Thrace. *Faune de la Thrace*, **2**, 291-309.
DAGUERNE de HUREAUX (N.), 1966. — Etude du cycle biologique de *Sphaeroma serratum* au Maroc. *Bull. Soc. nat. phys. Maroc*, **46** (1-2), 19-52.
——, 1966. — Le cycle de mue chez *Sphaeroma serratum*. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **46** (3-4), 181-195.
DAUM (J.), 1954. — Zur Biologie einer Isopoden Art unterirdischer Gewässer : *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus. *Annls Univ. sarav.*, **3**, 104-160.
DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.), 1952. — Données nouvelles sur la biologie des animaux cavernicoles. Notes. *Biospeologica*, **7**, 15-20.
——, 1953. — Description d'un appareil pour la capture de la faune des eaux souterraines littorales dans la mer. Premiers résultats. *Vie Milieu*, **4** (3), 411-422.
——, 1954. — Premières recherches sur la faune souterraine littorale en Espagne. *Publnes Inst. Biol. apl.*, Barcelona, **17**, 119-129.
——, 1957. — Lignées marines ayant pénétré dans les eaux continentales. Un problème de biogéographie actuelle. *C.R. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 296-297.
——, 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Suppl. à *Vie Milieu*, **9**, 1-740, 254 fig., 1 carte h.t.
——, 1964. — Les Crustacés. *In* : Encyclopédie de la Pléiade, *Zool.* **2**, 259-410.
—— et CHAPPUIS (P.-A.), 1956. — Recherches sur la faune interstitielle des sédiments marins et d'eau douce à Madagascar. VIII. *Angeliera phreaticola* Chap. et Delam., le premier *Microparasellidae* souterrain de Madagascar (Crustacé Isopode). *Mém. Inst. scient. Madagascar*, sér. A, **10**, 89-94.
—— et PAULIAN (R.), 1953. — Recherches sur la faune interstitielle des sédiments marins et d'eau douce à Madagascar. *Mém. Inst. scient. Madagascar.*, sér. A, **8**, 1-10.
DELEURANCE-GLAÇON (S.), 1964. — Recherches sur les Coléoptères troglobies de la sous-famille des *Bathyseiinae*. *Annls spéléol.*, **19** (3), 573-597.
DELEURANCE (S.), 1965. — Biologie de *Speophyes lucidulus* Delaronzac (Coléoptères *Bathyseiinae* de la tribu des *Bathyseiae*, groupe des Théléomorphes). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **261**, 562-566.
DEROUET (L.), 1952a. — Influence des variations de salinité du milieu chez les Crustacés cavernicoles et épigés. I. Etude des échanges respiratoires. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **234**, 473-475.

Source : MNHN, Paris

DRACH (P.), 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **19** (3), 103-391.

——, 1944. — Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. biol. Fr. Belg.*, **78**, 40-62.

—— et TCHERNIGOVTZEFF (C.), 1967. — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie Milieu*, **18**, 3A, 595-609.

EMDEN (F. van), 1922. — Zur Kenntnis der Brutpflege von *Asellus aquaticus* nebst Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden. *Arch. Naturgesch.*, **88**, 91-133.

EMIG (Ch.) et LIENHART (R.), 1967. — Un nouveau moyen de récolte pour les substrats meubles infralittoraux, l'aspirateur sous-marin. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **42** (58), 115-120.

FAGE (L.), 1962. — Réflexions sur le mode de vie des cavernicoles. *Cahiers d'Etudes Biologiques*, 8-9, 91-96.

FAIN-MAUREL (M.), 1966. — Contribution à l'étude histologique et caryologique de quelques Isopodes. Spermiogenèse et infrastructure du spermatozoïde des Oniscidés et des Cymothoïdés. *Annls Sci. nat. Zool.*, **8** (1), 1-188.

FIZE (A.), 1963. — Contribution à l'étude de la microfaune des sables littoraux du Golfe d'Aigues-Mortes. *Vie Milieu*, **14** (4), 669-774.

FORSMANN (B.), 1944. — Beobachtungen über *Jaera albifrons* Leach an der schwedischen Westküste. *Ark. Zool.*, **35**a (11), 1-33.

FRESI (E.) et SCHIECKE (U.), 1968. — *Caecostenetroides ischitanum (Isopoda Parastenetriidae)*, a new genus and species from the Bay of Naples. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **36**, 427-436.

FURON (R.), 1950. — Les grandes lignes de la Paléogéographie de la Méditerranée (Tertiaire et quaternaire). *Vie Milieu*, **1** (2), 132-162.

GALHANO (M. H.), 1966. — Primeiras pesquisas sobre Crustaceos interticiais dod sedimentos marihos de Portugal. *Publcoes Inst. Zool. « Dr Augusto Nobre »*, **96**, 1-15.

GERLACH (S. A.), 1953. — Das Supralitoral der Meeresküste als Lebensraum. 14 Intern. Zool. Congr. Copenhagen.

GINET (R.), 1960. — Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Annals Spéléol.*, **15**, 1-376.

——, 1966. — La faune des eaux souterraines. *Atomes*, **232**, 231-239.

GNANAMUTHU (C. P.), 1954. — Two new sand dwelling isopods from the Madras sea-shore. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 12, **7**, 257-274.

GOUNOT (A.-M.), 1960. — Recherches sur le limon argileux souterrain et sur son rôle nutritif pour les *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés). *Annls spéléol.*, **15**, 501-526.

GOURBAULT (N.) et LESCHER MOUTOUE (F.), 1967. — Sur la faune hypogée peuplant le sous-écoulement d'une rivière de moyenne altitude. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **265**, 1813-1816.

GRAF (F.), 1966. — Description d'un piège à *Niphargus*. *Int. Jnl Spéléol.*, **2** (3), 287-290.

GRAVIER (Ch.), 1931. — La ponte et l'incubation chez les Crustacés. *Annls Sci. nat. Zool.*, Sér. X, **14**, 303-416.

GRIMALDI (P.), 1965. — Osservazioni su alcuni elementi del Mesopsammon della Sardegna. *Monitore zool. ital.*, **73** (1-3), 61-65.

HAEMMERLI-BOVERI (U.), 1926. — Über die Determination der sekundären Geschlechtsmerkmale (Brutsackbildung) der weiblichen Wasserassel durch das Ovar. *Z. vergl. Physiol.*, **4**, 668-698.

HANSEN (H. J.), 1904. — On the morphology and classification of the *Asellota*. Group of Crustaceans with description of the Genus Stenetrium Hasw and its Species. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **2**, 302-331.

HENRY (J.-P.), 1965. — Contribution à l'étude de la Biologie d'*Asellus cavaticus* Leydig. (Note préliminaire.) *Int. Journ. Spéléol.*, **1** (3), 279-286.

HESSLER (R. R.), 1964. — The Cephalocarida. Comparative skeletomusculature. *Mem. Conn. Acad. Arts Sci.*, **16**, 1-96.

——, 1967. — A record of *Serolidae* (Isopoda) from the North Atlantic Ocean. *Crustaceana*, **12** (2), 159-162.

—— et SANDERS (M. L.), 1964. — The larval development of *Lightiella incisa* Gooding *(Cephalocarida)*. *Crustaceana*, **7**, 81-97.

—— ——, 1966. — *Derocheilocaris typicus* Pennak et Zinn *(Mystacocarida)* revisited. *Crustaceana*, **11**, 141-155.

—— ——, 1967. — Faunal diversity in the deep sea. *Deep sea Res.*, **4**, 67-78.

Source : MNHN, Paris

HOLDICH (D. M.), 1968. — Reproduction, growth and bionomics of *Dynamene bidentata (Crustacea,* Isopode*). J. zool. Rcs.*, **156**, 137-153.

HOWES (N. H.), 1937. — Observations on the biology and post-embryonic development of *Idotea viridis* (Slabber) *(Isopoda, Valvifera)* from New England Creek, South-East Essex. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **23** (2), 279-310.

HUNON (R.) et MATSAKIS (J.), 1954. — La formule d'allométrie et la croissance chez les Isopodes terrestres. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **238**, 2028-2030.

HUSMANN (S.), 1966. — Die künstliche Grundwasser Anreicherung. *Veröffentlichungen der Hydrologischen Forschungsabteilung der Dortmunder Stadtwerke.* A G. Dir. Dr. W. H. FRANK, nº 9.

——, 1966. — Versuch einer ökologischen Gliederung des interstitiellen Grundwassers in Lebensbereiche eigener Prägung. *Arch. Hydrobiol.*, **62** (2), 231-268.

——, 1967. — Die ökologische Stellung der Höhlen und Spaltengewässer innerhalb der subterranaquatilen Lebensbereiche. *Int. Jnl Spéléol.*, **2** (4), 409-436.

HUSSON (R.), 1953. — Considérations sur la Biologie des Crustacés cavernicoles aquatiques *(Niphargus, Caecosphaeroma, Asellus). C.R. Ier Congr. Intern. Spéléo.* Paris, **3**, 65-70.

——, 1957. — A propos de la biologie du Crustacé troglobie *Stenasellus virei* Dollfus. *Annls Univ. sarav.*, **6** (4-1), 259-268.

——, 1959. — Les Crustacés péracarides des eaux souterraines. Considérations sur la biologie de ces cavernicoles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **84** (4), 219-231.

——, 1962. — Les ressources alimentaires des animaux cavernicoles. *Cahiers d'études biologiques*, **8-9**, 103-116.

——, 1964. — Considérations sur la taille des troglobies aquatiques, *IIIe Congr. Intern. Spéléol.*, **3**, 71-74.

HUTCHINSON (G. E.), 1967. — A treatise on Limnology. Vol. 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley and Sons, Inc. New York, London, Sydney.

JAKOBI (H.), 1954. — Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von *Bathynella natans* Vejd. *Zool. Jber. Neapel* (Syst.), **83** (1-2), 1-62.

JANCKE (O.), 1924. — Die Brutpflege einiger Malacostraken. *Zool. Anz.*, **58**, 273-278.

——, 1926. — Über die Brutpflege einiger Malakostraken. *Arch. Hydrobiol.*, **17**, 678-698.

JANKOWSKAYA (A. J.), 1964. — Relict Crustaceans of coastal bottom waters of the lake Issyk Kul (North Tien-Shan). *Russk. zool. Zh.*, **43** (7), 975-986.

JANSSON (B. O.), 1967. — The significance of grain size and pore water content for the interstitial fauna of sandy beaches. *Oïkos*, **18** (2), 311-322.

——, 1967. — The availability of oxygen for the interstitial fauna of sandy beaches. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **1** (2), 123-143.

——, 1967. — Diurnal and annual variations of temperature and salinity of interstitial water in sandy beaches. *Ophelia*, **4** (2), 173-202.

JENSEN (J. P.), 1958. — The relation between body size and number of eggs in marine malacostrakes. *Meddr. Komm Dann. Fisk.*-og Havunders, **2**, 19-25.

JUCHAULT (P.), 1966. — Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes. Thèse Fac. Sci. Poitiers, 111 p.

KARAMAN (St.), 1934. — Beiträge zur Kenntnis der Isopoden Familie *Microparasellidae. Milt. Höl.-u. Karstforsch.*, 42-44.

——, 1940. — Die unterirdischen Isopoden Südserbiens. *Glasn. Skops. nauc. Drust.*, **22**, 19-53.

——, 1953. — Über subterrane Amphipoden und Isopoden des Karstes von Dubrovnik und seines Hinterlandes. *Acta Mus. maced. Sci. Nat.*, **1** (7), 137-167.

——, 1954. — Über unsere unterirdische Fauna. *Acta Mus. maced. Sci. Nal.*, **1** (9), 195-216.

——, 1954. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Microparaselliden Mazedoniens, das Genus *Microcharon* Karaman. *Fragm. balcan.*, **1** (12), 107-114.

——, 1959. — Über eine neue *Microcharon* - Art *(Crust. Isopoda)* aus dem Karstgebiete der Herzegowina. *Acta zool. hung.*, **4** (3-4), 333-338.

KINNE (O.), 1954. — Eidonomie, Anatomie und Lebenszyclus von *Sphaeroma hookeri* Leach *(Isopoda). Kieler Meeresforsch.*, **10** (1), 100-120.

——, 1961. — Growth, molting frequency, heart beat, number eggs, and incubation time in *Gammarus zaddachi* exposed to different environments. *Crustaceana*, **2** (1), 26-36.

——, 1964. — The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature salinity combinations. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **11** (2), 49-69.

Source : MNHN, Paris

KORSCHELT (E.) et HEIDEN (K.), 1936. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Jena, Gustav Fischer. **2**, 537-1314.

KRUGER (K.), 1940. — Zur Lebensgeschichte der Cumacee *Diastylis rathkei* (Kr.) in der Westlichen Ostsee. *Kieler Meeresforsch.*, **3** (2), 374-402.

LANG (K.), 1953. — The postmarsupial development of the Tanaidacea. *Ark. Zool.*, **4** (24), 409-422.

LAVAL (Ph.), 1965. — Présence d'une période larvaire avec début du développement de certains Hypérides parasites (Crustacés Amphipodes). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **260**, 6195-6198.

LEICHMANN (G.), 1890. — Über Brutpflege bei Isopoden. *Zool. Anz.*, **13**, 688-691.

——, 1890. — Über die Eiablage und Befruchtung bei *Asellus aquaticus*. *Zool. Anz.*, **13**, 715-716.

LEJUEZ (R.), 1966. — Comparaison morphologique, biologique et génétique de quelques espèces du genre *Sphaeroma* Latreille (Isopodes Flabellifères). Etude de *S. serratum* (Fabricius), de *S. monodi* Bocquet, Hoestland, Lévi, de *S. bocqueti* Daguerre de Hureaux, Hoestl. Lejuez, de *S. rugicauda* Leach, de *S. hookeri* Leach. *Archs Zool. exp. gén.*, **107** (4), 547-724.

LEGRAND (J.-J.), et VANDEL (A.), 1948. — Le développement post-embryonnaire de la gonade chez les Isopodes terrestres normaux et intersexués. 1. Evolution morphologique de la gonade. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **82**, 79-94.

LEMERCIER (A.), 1959. — Essais de mise en évidence du rôle des antennules et des antennes dans les rencontres sexuelles chez *Sphaeroma serratum* (Fabr.) et *Idothea baltica* (Pallas). *Bull. Soc. linn. Normandie*, 9e sér., **10**, 66-69.

LE ROUX-LEGUEUX (M.-L.), 1928. — Sur quelques points de la reproduction chez les Amphipodes : les sacs ovigènes temporaires, leur formation, leur rôle. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, t. LCXXXVII.

LE ROUX (M.-L.), 1933. — Recherches sur la sexualité des Gammariens. Croissance. Reproduction. Déterminisme des caractères sexuels secondaires. Supplt n° 16. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 1-138.

LESCHER MOUTOUE (F.), 1966. — Note sur la reproduction et le développement post-embryonnaire des *Speocyclops*. *Annls Spéléol.*, **21** (3), 673-687.

LEVI (C.), 1950. — *Duslenia teissieri* n. gen. n. sp., nouveau Parasellidé des côtes de France. *Archs Zool. exp. gén.*, **87** (1), 42-47.

MC LUSKY (D. S.), 1967. — Some effects of salinity on the survival, moulting and growth of *Corophium volutator* (Amphipoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47** (3), 607-612.

MAC MURRICH, 1895. — Embryology of the Isopod Crustacea. *J. Morph.*, **11**, 63-146.

MAGAGNINI (G.), 1964. — Elevage au laboratoire d'une espèce mésopsammique : *Nerilla antennata* O. Schmidt. *(Archiannetida nervillidae)*. *Cah. Biol. mar.*, **5** (4), 405.

MAITLAND (P. S.), 1966. — Notes on the biology of *Gammarus pulex* in the river Endrick. *Hydrobiologia, Acta Hydrobiologica, Hydrographica et Prostistologica*, **28** (1), 142-152.

MATSAKIS (J.), 1955a. — Développement embryonnaire chez *Ligia italica*. *Vie Milieu*, **6** (1), 113-119.

——, 1955b. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire et de la croissance des Oniscoïdes. (Note préliminaire). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **80** (1), 52-65.

——, 1956. — Développement post-embryonnaire d'*Idothea viridis* (Slabber) provenant de l'étang de Leucate (Comparaison avec *I. viridis* de New-England Creek, étudiée par HOWES). *Vie Milieu*, **7** (2), 287-300.

——, 1962. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire et de l'évolution de la forme de quelques Crustacés Isopodes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **96** (4), 531-691.

MENZIES (R. J.), 1952. — Some marine Asellote Isopods from northern California with descriptions of nine new species. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **102** (3293), 117-159.

——, 1956. — New abyssal tropical atlantic Isopods with observations on their biology. *An. Mus. Novit*, **1798**, 1-16.

——, 1961. — The zoogeography, ecology and systematics of the Chilean Marine Isopods. *Reports of the Lund University Chile Expedition* 1948-49, **57** (11), 1-162.

—— et BARNARD (J. L.), 1951. — The Isopod genus *Iais*. *Bull. So. Calif. Academy of Sciences*, **50** (3), 136-151.

—— et PETIT (J.), 1956. — A new genus and species of marine Asellote Isopod, *Caecianiropsis psammophila* from California. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **106** (3376).

MESTROV (M.), 1962. — Un nouveau milieu aquatique souterrain, le biotope hypotelminorhéique. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **254**, 2677-2679.

Source : MNHN, Paris

MONNIOT (F.), 1962. — Recherches sur les graviers à Amphioxus de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **13** (2), 231-322.
——, 1965. — Ascidies interstitielles des côtes d'Europe. Thèse Fac. Sci., Paris, 154 p., 10 pl.
MONOD (Th.), 1931. — Sur quelques Crustacés aquatiques d'Afrique (Cameroun et Congo). *Revue Zool. Bot. afr.*, **21** (1), 1-36.
MOTAS (C.), 1962. — Procédé des sondages phréatiques. Division du domaine souterrain. Classification écologique des animaux souterrains. Le psammon. *Acta Mus. maced. Sci. nat.*, **8** (7), 135-173.
——, 1963. — La notion de nappe phréatique. La phréatobiologie, ses débuts, son objet. *An. Stiint. Univ. « Al. I. Cuza », Iasi, n. scr. sect. II (St. Nat.), Biol.*, **9**, 57-61.
NAYLOR (E.), 1955. — The life cycle of the Isopod *Idothea emarginata* (Fabricius). *J. Anim. Ecol.*, **24** (2), 270-281.
NEEDHAM (A. E.), 1937. — On relative growths in *Asellus aquaticus*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, ser. A, **107** (3), 289-313.
——, 1949. — Growth and regeneration of *Asellus aquaticus* (L.) in relation to age, sex and season. *J. exp. Zol.*, **112**, 49-78.
NOODT (W.), 1963. — Subterrane Crustaceen der zentralen Neotropis. Zur Frage mariner Relikte im Bereich des Rio Paragnay-Parana-Amazonas Systems. *Zool. Anz.*, **171** (1-4), 114-147, carte.
——, 1964. — Natürliches System und Biogeographie der Syncarida (Crustacea Malacostraca). *Gewäss. Abwäss.*, **37-38**, 77-186.
——, 1965. — Interstitielle Amphipoden der konvergenten Gattungen *Ingolfiella* Hensen und *Pseudingolfiella* n. gen. aus Südamerika. *Crustaceana*, **9** (1), 17-30.
——, 1968. — Deuten die Verbreitungsbilder reliktärer Grundwasser - Crustaceen alte Kontinentzusammenhänge an ? *Naturw. Rdsch., Braunschw.*, **21** (11), 470-476.
ORGHIDAN (Tr.), 1959. — Ein neuer Lebensraum des Unterirdischen Wassers : der hyporheische Biotop. *Arch. Hydrobiol.*, **55**, 392-414.
OTTAVI (A.), 1955. — Recherches sur la Biologie, la croissance et la régénération de l'Isopode *Idothea baltica* Pall (= *tricuspidata* Desm.). *D.E.S. Sc. Nat. Fac. Sci. Marseille*, 23 p.
PATTEE (E.), 1965. — Sténothermie et Eurythermie. Les invertébrés d'eau douce et la variation journalière de température. *Ann. Limnol.*, **1** (3), 281-434.
PENNAK (R. W.), 1950. — Comparative ecology of the interstitial fauna of fresh water and marine beaches. *Annls Biol.*, **27** (10), 217-250.
PIGEAULT-DAGUERRE de HUREAUX (N.), 1959. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Sphaeroma serratum* Fabricius (Crustacé Isopode). *Bull. Soc. Sci. nat. phys Maroc*, **39** (3-4), 167-174.
——, 1960. — Cycle annuel dans une population marocaine de *Sphaeroma serratum* (Fabricius) (Crustacés Isopodes). *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **40** (1), 17-26.
PLESA (C.), 1967. — Recherches sur la périodicité de reproduction chez les Cavernicoles. *Spelunca*, Paris, **5**, 295-299.
PLESSIS (Y.), 1963. — Réalisation d'habitats sableux en milieu expérimental. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*. D. n° spc. I D, 67-70.
POTIER (L.), 1951. — Croissance relative et profils de croissance des périopodes du Crustacé Isopode *Sphaeroma serratum* (Fabr.) *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **232**, 2041-2043.
PRENANT (M.), 1932. — L'analyse mécanique des sables littoraux et leurs qualités écologiques. *Archs Zool. exp. gén.*, **74**, 581-595.
PRUNUS (G.), 1963. — Sur l'existence d'un dimorphisme chez les mâles d'une population de *Jaera marina syei* Bocquet (Isopode Asellote). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **256** (9), 2043-2046.
RABAUD (E.), 1934. — Zoologie Biologique. Fasc. 3. Les phénomènes de reproduction. Gauthiers-Villars et Cie Edit.
RACOVITZA (E. G.), 1907. — Essai sur les problèmes biospéléologiques. *Biospeleologica. Archs Zool. exp. gén.*, **4** (4), 391-488.
RACOVITZA (E. G.), 1920. — Notes sur les Isopodes. 7. *Asellus coxalis* Say-7. Les Pléopodes I et II des Asellides ; morphologie et développement. *Archs Zool. exp. gén.*, **58**, Notes et revue, n° 4, 79-115.
——, 1922. — Notes sur les Isopodes. 10. Orientation de l'Isopode et essais de nomenclature pratique des bords et faces de son corps et de ses appendices. 11. Morphologie et phylogénie des péréiopodes et de leurs phanères. *Archs Zool. exp. gén.*, Notes et revue, **61** (4), 75-122.
——, 1950. — Asellides (Première série). *Archs Zool. exp. gén.*, **87** (1), 1-94.

Source : MNHN, Paris

Reidenbach (J. M.), 1965. — Remarques sur la formation du marsupium et sur l'évolution d'un caractère neutre chez *Idotea balthica* (Pallas) (Crustacé Isopode). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **261**, 555-557.

Remane (A.), 1959. — Die interstitielle Fauna des Meeressandes. *Int. Congr. Zool., London*, **15**, 320-323.

—— et Schulz (E.), 1935. — Die Tierwelt des Küstengrundwassers bei Schilksee (Kieler Bucht.). I. Das Küstengrundwasser als Lebensraum. *Schr. naturw. Ver. Schlesw. -Holst.*, **20**, 399-408.

Renaud-Debyser (J.), 1957. — Description d'un carottier adapté aux prélèvements des sables de la plage. *Revue Inst. fr. Pétrole*, **12** (4), 501-502.

——, 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables du Bassin d'Arcachon. Extrait des P.V. de la Soc. Linn. de Bordeaux. *Bull. Stn Biol. Arcachon*, **99**, 1-8.

——, 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon. Ile de Bimini, Babamas. Supplément à *Vie Milieu*, **15**, 1-157.

——, 1965. — Note préliminaire sur la microfaune des fonds meubles du lagon (Baie Saint-Vincent), Nouvelle Calédonie. *Cah. Pacif.*, **7**, 107-116.

—— et Salvat (B.), 1963. — Eléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie Milieu*, **14** (3), 463-450.

Renaud-Mornant (J.), 1965. — Méthodes d'échantillonnage de la microfaune des sédiments meubles marins. Méthodes et résultats. Second colloque sur l'étude des Populations Animales. Paris, mai 1965, 1-18.

Renault (O.), 1962. — Note sur la morphologie et le développement de *Jaera nordmanni* (Rathke) (Isopode Asellote). *Archs Zool. exp. gén.*, Notes Rev., **96** (2), 63-70.

Richardson (H.), 1904. — Contributions to the Natural history of the *Isopoda*. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **27**, 1-89.

——, 1905. — A monograph on the Isopods of North America. *Bull. U.S. natn. Mus.*, **54**, 750 p.

Roubault (A.), 1954. — Influence de la salinité sur certaines formes d'Asellides. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **79**, 184-188.

Rouch (R.), 1968. — Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés, Copépodes). *Annls Spéléol.*, **23** (1), 1-167.

Ruffo (S.), 1953. — Lo stato attuale delle conoscenze sulla distribuzione geographica degli Anfipodi delle acque sotterrane europee e dei paesi mediterranei. I[er] Congrès international de Spéléologie, Paris.

——, 1960. — Studi sui Crustacei Anfipodi LV. Contributo alla conoscenza dei Crustacei Anfipodi delle acque sotterrane della Sardegna et della Baleari. *Atti dell'Istituto Veneto di Scienze, lettere ed Arti*, classe di Scienze matematiche e naturali. *Atti Ist. veneto Sci.*, **118**, 169-180.

——, 1961. — Problemi relativi alla studie della fauna interstiziale ipporeica. *Boll. Zool.*, **28** (2), 273-319.

Salvat (B.), 1964. — Prospections faunistiques en Nouvelle Calédonie dans le cadre de la Mission d'Etudes des récifs coralliens. *Cah. Pacif.*, **6**, 77-119.

——, 1964. — Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **259**, 1576-1579.

——, 1965. — Méthodes d'investigation et d'échantillonnage de la microfaune des sédiments meubles marins. Second colloque sur l'étude des Populations animales. Paris, mai 1965, 1-19.

——, 1965. — Etude préliminaire de quelques fonds meubles du Lagon calédonien (additif). *Cah. Pacif.*, **7**, 101-106.

——, 1966. — *Eurydice pulchra* (Leach 1815), *E. affinis* (Hauser 1905), (Isopodes *Cirolanidae*), taxonomie, éthologie, répartition verticale et cycle reproducteur. *Act. Soc. linn. Bordeaux*, **103** (A), 1-77.

——, 1967. — La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaidacés, Isopodes et Amphibiens), éthologie, bionomie et cycle biologique. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **45**, 275 p.

Sanchez (S.), 1960. — Développement des Pycnogonides, techniques histologiques, techniques d'élevage, développement embryonnaire, développement post-embryonnaire. *Archs Zool. exp. gén.*, **98** (1), 1-101.

Sanders (H. L.), 1963. — The Cephalocarida. Functional morphology, larval development, comparative external anatomy. *Mem. Conn. Acad. Arts Sci.*, **15**, 1-80.

Source : MNHN, Paris

SAUDRAY (Y.) et LEMERCIER (A.), 1960. — Observations sur le développement des œufs de *Ligia oceanica* Fabr. Crustacé Isopode Oniscoïde. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° 1162 (4 janvier 1960).

SCHOERBEL (J.), 1961. — Das unterirdische Wasser als Lebensraum. *Die Natur*, **69**, 53-60.

SCHULZ (E., von), 1954. — *Angeliera phreaticola* auf Ischia. Ein Beitrag zur Kenntnis und Verbreitung der *Microparasellidae*. *Kieler Meeresforsch.*, **10** (2), 253-260.

SERBAN (M.), 1963. — La récolte du matériel biologique des nappes phréatiques. *Acta Mus. maced. Sci. nat.*, **9** (1 (77)), 1-12.

SERBAN (E.), 1964. — Nouvelles données sur les Microparasellides (Isopodes) de Roumanie : *Microcharon molasi* nov. sp., *Microcharon orghidani* nov. sp. et *Microcharon oltenicus* nov. sp. *Vie Milieu*, **15** (2), 341-364.

SEXTON (E. W.), 1924. — The moulting and growth-stages of *Gammarus* with description of the normal and intersexes of *G. chevreuxi*. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, **13** (2), 340-401.

SIEWING (R.), 1959. — *Angeliera xarifae*, ein neuer Isopode aus dem Küstengrundwasser der Insel Abd-el-Kuri (Golf von Aden). *Zool. Anz.*, **163** (11-12), 365-370.

——, 1963. — Zum Problem der Arthropoden Kopfsegmentierung. *Zool. Anz.*, **170** (11-12), 429-468.

——, 1963. — Zur Morphologie der aberranten Amphipoden Gruppe *Ingolfiellidae* und zur Bedeutung extremer Kleinformen für die Phylogenie. *Zool. Anz.*, **171** (1-4), 76-91.

SPOONER (G. M.), 1959. — The occurence of *Microcharon* in Plymouth offshore bottom fauna, with description of a new species. *J. mar. biol. Ass. U.S.*, **38** (1), 57-63.

STRASKRABA (M.), 1967. — *Isopoda. In* : Limnofauna Europea, Stuttgart, 198-201.

STROMBERG (J. O.), 1965. — On the embryology of the Isopod *Idothea*. *Ark. Zool.*, **17** (5), 421-473.

SWEDMARK (B.), 1955. — Recherches sur la morphologie, le développement et la biologie de *Psammodrilus balanoglossoides*. *Archs Zool. exp. gén.*, **92**, 141-220.

——, 1964. — The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, **39** (1), 1-42.

SYE (C. G.), 1887. — Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Jaera marina*. *Dissert. Kiel*, 37 p., 3 pl.

TCHERNIGOVTZEFF (C.) et RAGAGE-WILLIGENS (J.), 1968. — Détermination des stades d'intermue chez *Sphaeroma serratum* (Isopode Flabellifère). *Archs Zool. exp. gén.*, **109** (2), 305-318.

TEISSIER (G.), 1933. — Les lois élémentaires de la croissance. *Annls Soc. r. Sci. méd. nat. Brux.*, **3-4**, 1-42.

TERMIER (H. et G.), 1960. — Atlas de paléogéographie, Masson et Cie, Paris, 99 p.

UNWIN (E. E.), 1920. — Notes on the reproduction of *Asellus aquaticus*. *J. Linn. Soc.* (Zool.), **34**, 335-343.

UTINOMI (H.), 1962. — Pycnogonida of Sagami Bay. Supplément. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **10** (1), 91-104.

VANDEL (A.), 1924. — Le déterminisme du développement des oostégites des Isopodes et des caractères sexuels secondaires temporaires des Crustacés. *C.R. Séanc. Soc. Biol.*, **178**, 974-976.

——, 1925. — Recherches sur la sexualité des Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **59**, 317-371, 21 fig.

——, 1926. — La reconnaissance sexuelle chez les Aselles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **51**, 163-172.

——, 1947. — L'énigme de la reproduction des Arthropodes cavernicoles et plus particulièrement des Isopodes terrestres. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **82**, (3-4), 263-275.

——, 1950. — L'évolution d'une coaptation unisexuelle et son interprétation ontogénique. *Bull. biol. Fr. belg.*, **84** (1), 1-34.

——, 1958. — Existe-t-il des Isopodes pigmentés et aveugles ? *Notes biospéol.*, **13**, 67-69.

——, 1964. — Biospéologie. La Biologie des Animaux cavernicoles. Géobiologie, Ecologie, Aménagements collection internationale sous la direction de C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. Gauthiers-Villars, Paris, 1-619.

——, 1968. — Le milieu aquatique souterrain. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **93** (2), 209-225.

VERGER (F.), 1963. — Les techniques d'analyse granulométrique. *Mémoires et documents* publiés sous la direction de Jean DRESCH, **9** (1), 1-64. Editions du C.N.R.S.

VERHOEFF (K. W.), 1920. — Zur Kenntnis der Larven, des Brutsackes und der Bruten der Oniscoidea. *Zool. Anz.*, **51**, 169-289.

VIRE (A.), 1897. — Organes des sens des Crustacés obscuricoles des Catacombes de Paris et des cavernes du Plateau Central. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **3**, 62-65.

WEISTHEIDE (W.), 1967. — Monographie der Gattungen *Hesionides* Friedrich und *Microphthalmus* Mecznikow *(Polychaeta, Hesionidae)*. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **61** (1), 1-159.

Source : MNHN, Paris

Wolff (T.), 1962. — The systematics and biology of bathyal and abyssal Isopoda Asellota. *Galathea Rep.*, **6**, 1-320, 184 fig., 19 pl.

Zio (S. de) et Grimaldi (P.), 1964. — Analisi comparativa del Mesopsammon di due spiagge Pugliesi in rapporto al alcuni fattori ecologici. *Arch. Botan. e Biogeogr. Italiano.*, 40, 4e sér., **9** (4), 357-367.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

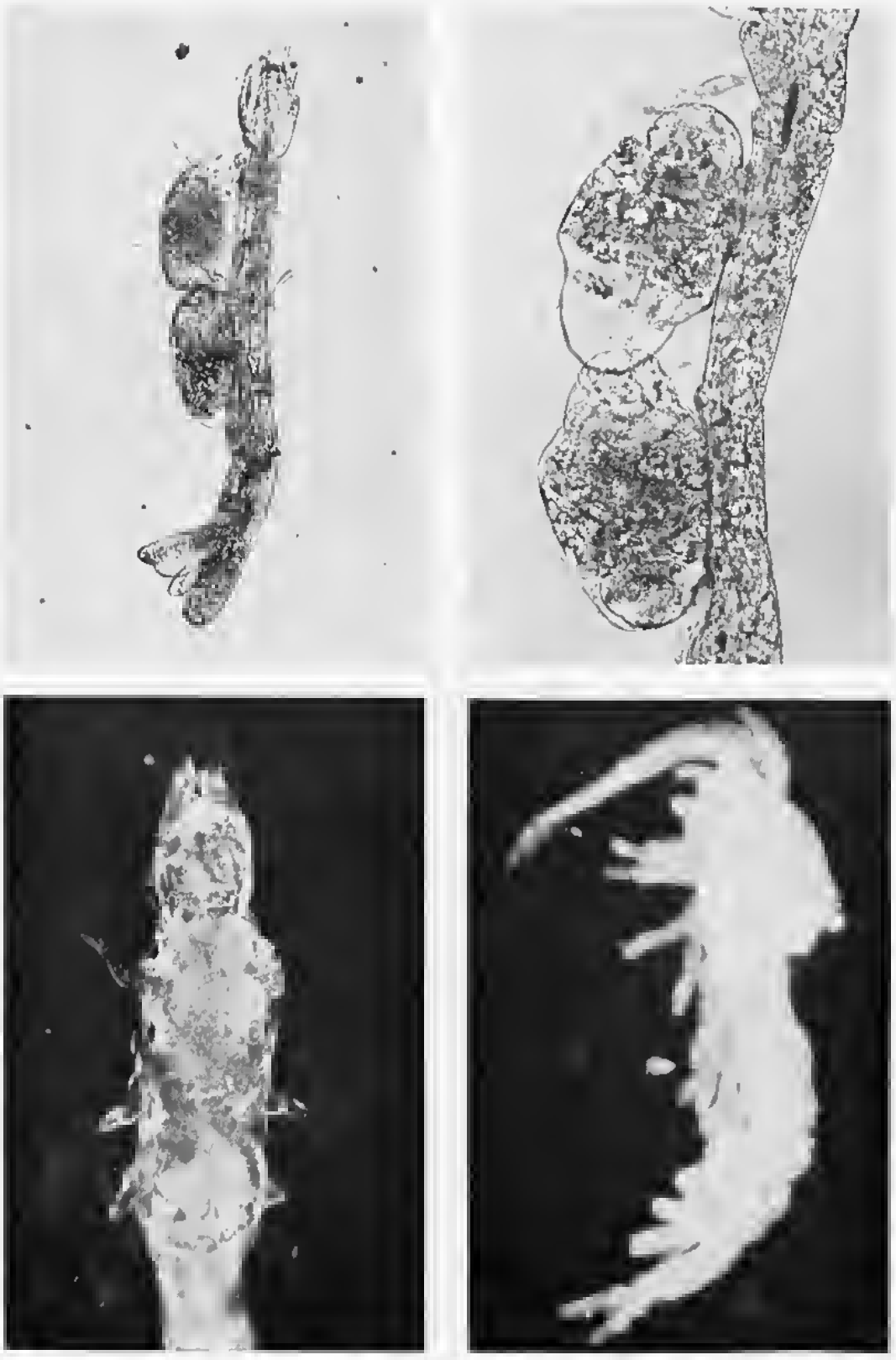


PLANCHE III. — *Microcharon marinus*. En haut à gauche, femelle ovigère ; en haut à droite, détail de la ponte dans le marsupium. En bas, à gauche, femelle portant deux embryons de stade C ; en bas à droite, embryon de stade E (cliché J. LECOMTE).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

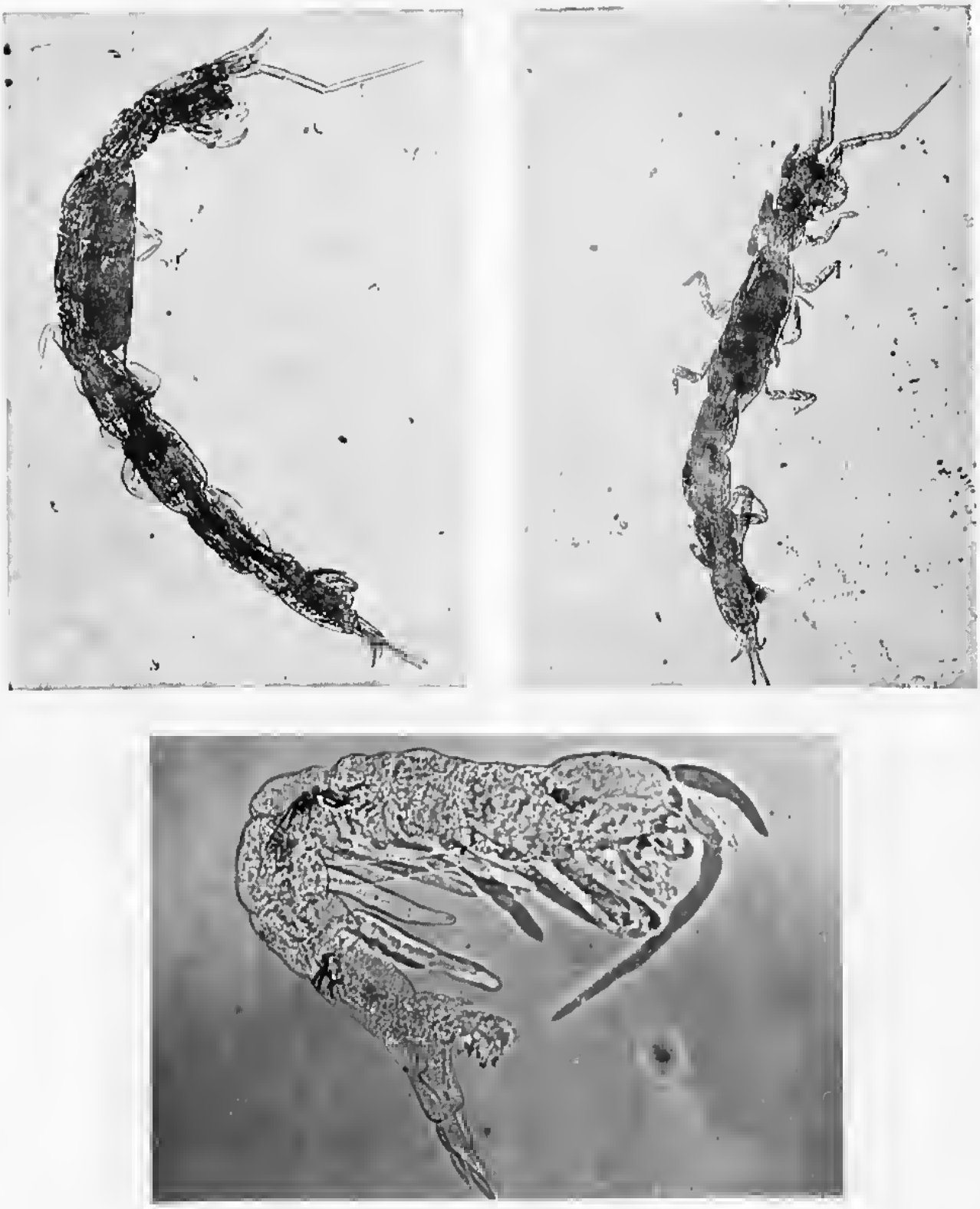


PLANCHE IV. — *Angeliera phreaticola*. Femelle ovigère, et embryon de stade F (cliché J. LECOMTE).

Source : MNHN, Paris

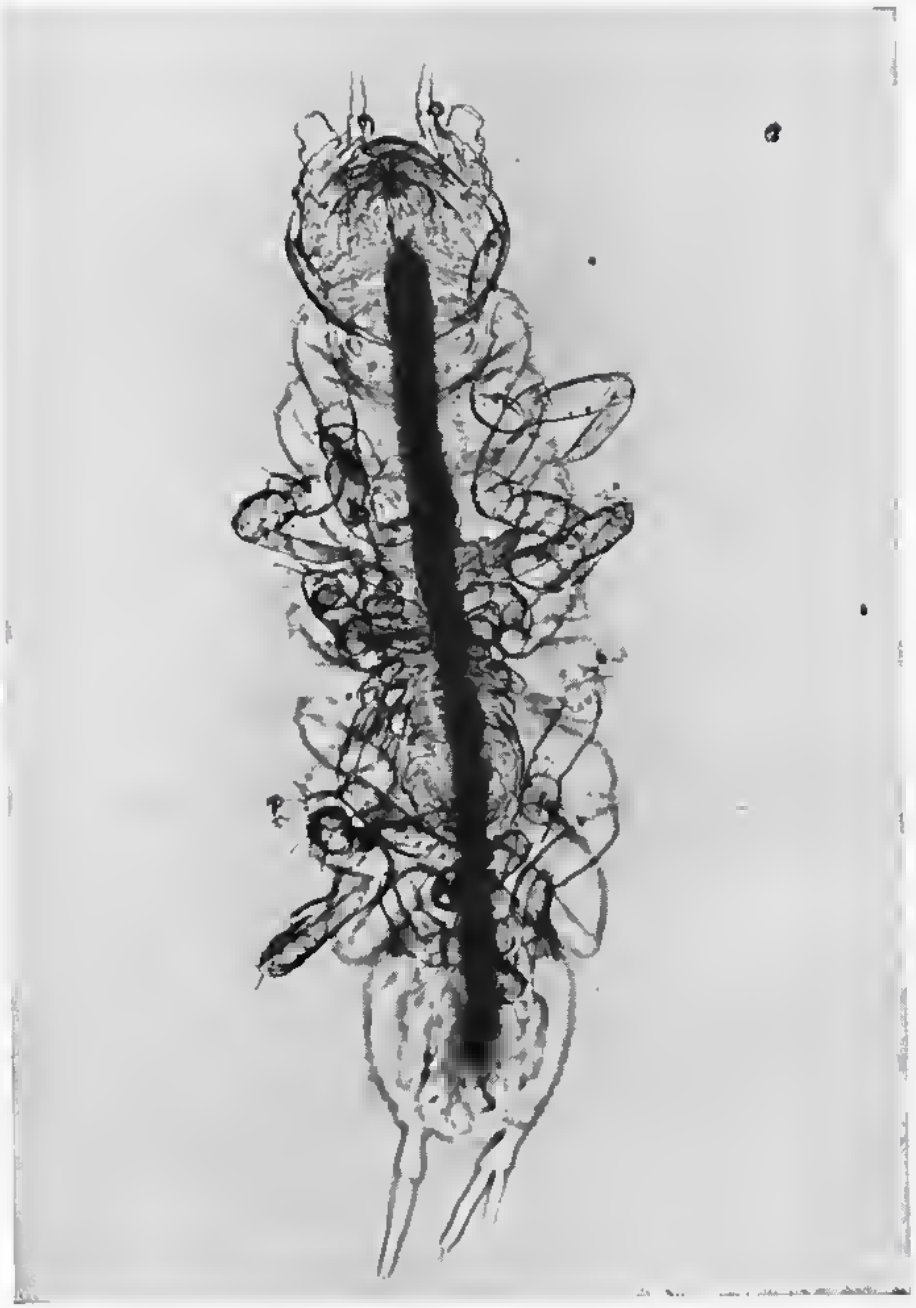
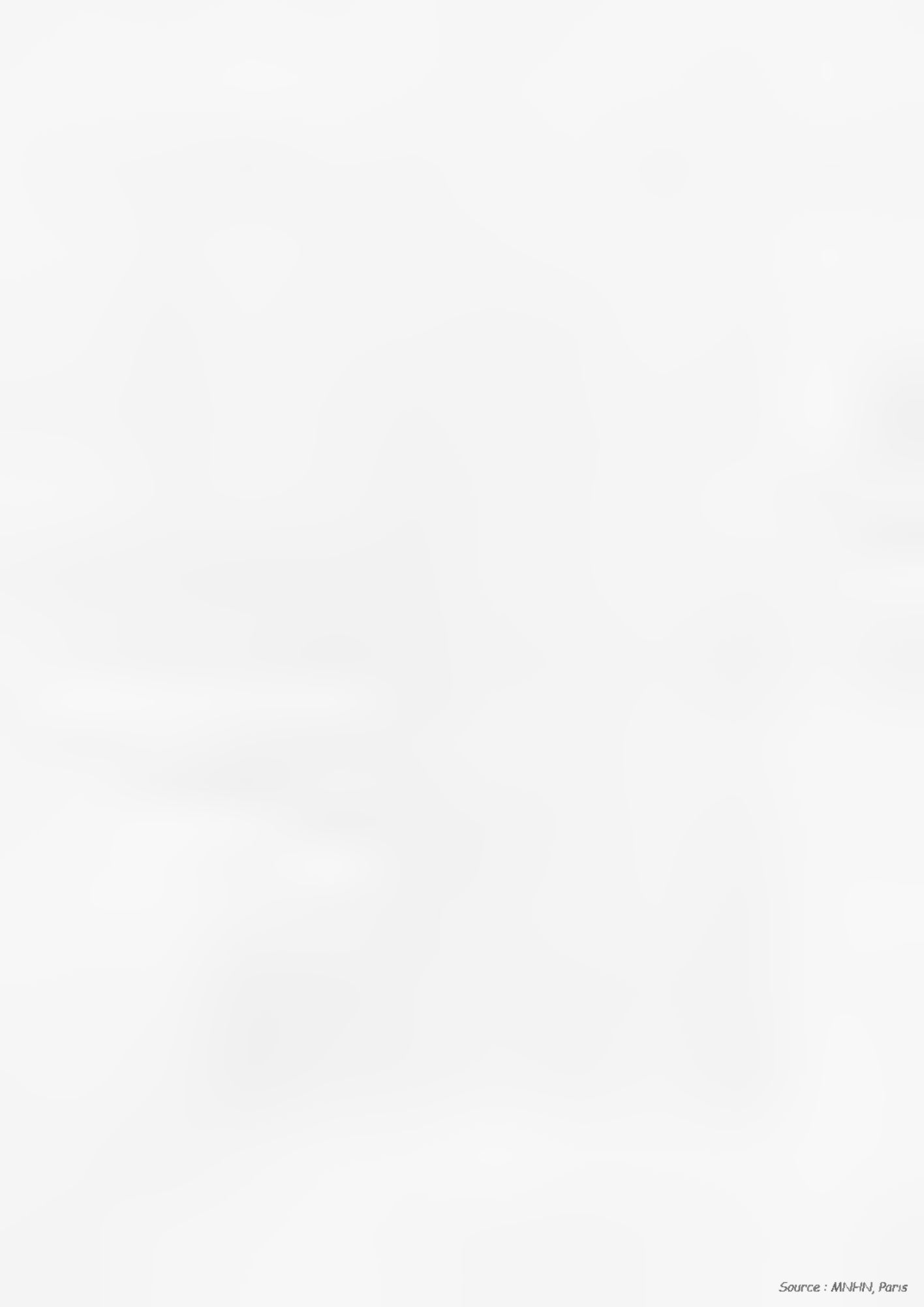


PLANCHE V. — *Iais aquilei*. Mâle transportant un jeune (cliché J. LECOMTE).

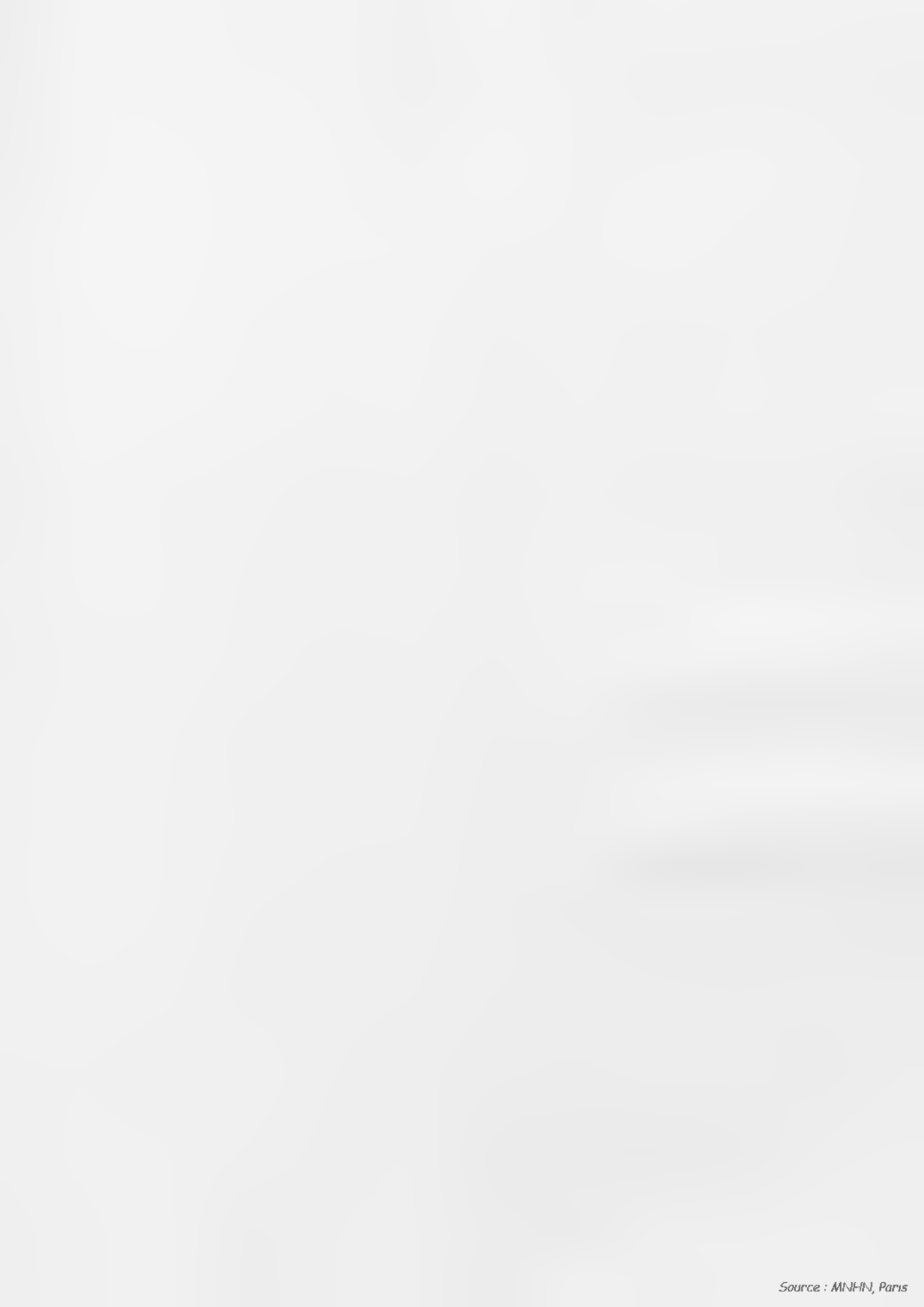
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

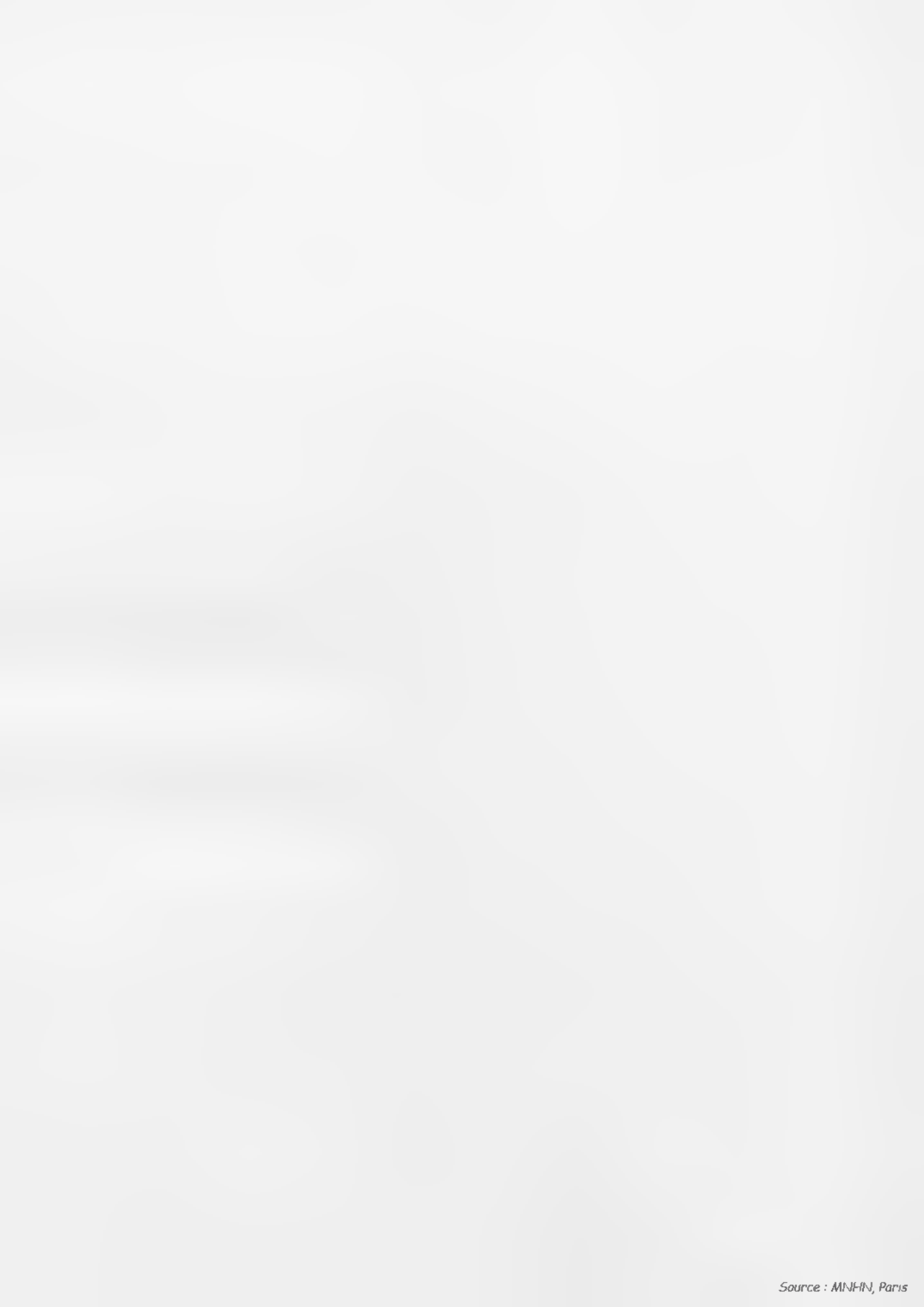
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris